

**Anemotaxis im Lauf und Flug beim Schwammspinner.
Versuche zur Aufklärung des Wirkungsgefüges.**

Reinhard Preiss
—

1980
—



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548319_0047

Anemotaxis im Lauf und Flug beim Schwammspinner.
Versuche zur Aufklärung des Wirkungsgefüges.

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung des Doktorgrades
des Fachbereichs Biologie
der Ludwig-Maximilians-Universität
München

vorgelegt von
Reinhard Preiss
aus Eislingen
München 1980



1. Berichterstatter: Prof. Dr. D. Schneider

2. Berichterstatter: Prof. Dr. U. Smola

Tag der mündlichen Prüfung: 27. Oktober 1980

A. <u>Allgemeine Einleitung und Problemstellung</u>	1
B. <u>Material</u>	5
C. <u>Versuche mit laufenden Faltern auf einem Laufkompensator</u>	5
I. Methode	5
II. Vorbehandlung der Tiere	6
III. Ergebnisse und Diskussionen	7
1. Theoretische Grundlage	7
2. Anemotaktische Orientierung	8
2.1. Versuch des Nachweises menotaktischer Laufwinkel	8
2.2. Allgemeine Eigenschaften der Laufspuren	10
2.3. Einfluß unterschiedlicher Windgeschwindigkeiten	11
2.4. Versuche mit ein-antennigen Tieren	14
3. Orientierung im Duftfeld	17
3.1. Homogenes Duftfeld	17
3.1.1. Einfluß unterschiedlicher Lockstoffkonzentrationen	17
3.1.2. Allgemeine Eigenschaften der Laufspuren	19
3.2. Inhomogenes Duftfeld: Wahlvermögen zwischen lockstofffreien und lockstoffbeladenen Luftströmungen	22
4. Die Ergebnisse in regelungstechnischer Sicht	25
5. Anemotaxis bei <i>Lymantria</i> im Vergleich zur Anemotaxis bei anderen Insekten	30
IV. Abbildungen zu den Versuchen mit laufenden Faltern auf dem Laufkompensator	32

D. <u>Versuche mit fliegenden Faltern in der "Flugmühle"</u>	52
I. Einleitung und theoretische Ausgangssituation	52
II. Methode	56
III. Vorbehandlung der Tiere	59
IV. Ergebnisse und Diskussionen	59
1. Flugverhalten bei simulierter Windstille: Untergrund strukturlos oder strukturiert und fest	59
2. Flugverhalten bei optisch simuliertem Wind: Unter- grund strukturiert und bewegt	61
2.1. Mittlere Überbodengeschwindigkeit gleich Null	62
2.2. Mittlere Überbodengeschwindigkeit konstant, aber größer als Null	64
2.3. Mittlere Überbodengeschwindigkeit größer als Null, aber nicht konstant	65
2.4. Mittlere Überbodengeschwindigkeit konstant, aber kleiner als Null	65
2.5. Änderung der Mustergeschwindigkeit verursacht gegensinnige Änderung der Fluggeschwindigkeit	66
3. Saccadische Geschwindigkeitsänderungen	68
4. Einfluß der Antennen auf die Kontrolle der Flugge- schwindigkeit	70
5. Welcher Augenbereich ist bei der optischen Kontrolle der Überbodengeschwindigkeit ausschlaggebend beteiligt?	70
6. Die Ergebnisse in regelungstechnischer Sicht	73
V. Abbildungen zu den Versuchen mit fliegenden Faltern in der "Flugmühle"	83
E. <u>Zusammenfassung</u>	98
F. <u>Literaturverzeichnis</u>	103

A. Allgemeine Einleitung und Problemstellung

Männliche Schwammspinner werden von den Weibchen mit Hilfe eines Duftstoffes (Sexuallockstoff, Pheromon) aus Entfernungen bis ca. 100 m angelockt. Eine Berechnung der maximalen Entfernung in Abhängigkeit von den beeinflussenden Faktoren, besonders der Windgeschwindigkeit, erfolgte für *Spodoptera litura* durch Nakamura & Kawasaki (1977), für *Trichoplusia ni* durch Sower et al. (1973). Der Duftstoff wird wie bei sehr vielen Falterarten in einer Drüse am Hinterleibsende (spezialisierte intersegmentale Epidermiszellen) produziert (Steinbrecht, 1964; weitere Literaturangaben bei Percy & Wheatherstone, 1971; Jefferson & Rubin, 1973). Zur Anlockung genügen außerordentlich geringe Konzentrationen. Ein lockendes Weibchen emittiert pro Sekunde ca. 10^{-10} g (ca. 10^{11} Moleküle) (Richerson & Cameron, 1974). Die korrespondierende Anzahl von Pheromonmolekülen pro cm^3 Luft beträgt weniger als 10^8 Pheromonmoleküle. 10^8 Moleküle/ cm^3 wurde für *Bombyx mori* experimentell durch Überblasen einer weiblichen Drüse mit Luft mittlerer Geschwindigkeit und Registrierung der Verhaltensantwort von Kaissling & Priesner, 1970 (siehe auch Priesner, 1973) bestimmt. Im Gegensatz zu *L. dispar* (Richerson & Cameron, 1974) produziert *Bombyx* jedoch laufend das Pheromon in der Drüse und dürfte deshalb eine höhere Abgaberate haben. Einige tausend Moleküle pro cm^3 Luft reichen aus, um den Männchen die Information über die Anwesenheit eines weiblichen Tieres zu vermitteln. Für *Bombyx mori* wurde ein Schwellenwert von ca. 10^3 Molekülen des Lockstoffes Bombykol pro cm^3 Luft bestimmt, insgesamt müssen bei *Bombyx* ca. 300 Moleküle pro 25.000 Sinneszellen auf der Antenne anwesend sein, um im Verhaltenstest eine von der Kontrolle signifikant differente Reaktion auszulösen (Kaissling & Priesner, 1970).

Das Transportmedium für die vom Weibchen abgegebenen Lockstoffmoleküle ist die Luft, die das Pheromon zu den Rezeptoren der männlichen Antenne trägt.

Bei reiner molekularer Diffusion in ruhender Luft würde sich zwar ein zur Quelle hinweisender Konzentrationsgradient ausbilden, der bei hinreichender sensorischer Unterschiedsempfindlichkeit im Flug

für die Orientierung ausgenutzt werden könnte, jedoch sind bei der genannten Emissionsrate solche Distanzen nicht zu überwinden (Bossert & Wilson, 1963; Nakamura, 1976), da in diesen Entfernungen die Schwellenkonzentration erst nach einem Zeitraum erreicht wäre, der größer als die Lebenserwartung der Tiere ist. Ausbreitung des Duftstoffes durch reine molekulare Diffusion stellt zusätzlich einen rein theoretischen Fall dar, da selbst bei anscheinender Windstille Luftbewegungen vorhanden sind, durch die die Moleküle in einem Ausmaß verfrachtet werden, das die Diffusion bei weitem übertrifft. Dies hat zur Folge, daß sich bei Wind eine von der Quelle ausgehende, windabwärts gerichtete Duftfahne mit hoher Ausbreitungsgeschwindigkeit der Moleküle bildet. Bei absolut laminarer Luftströmung entspräche der Durchmesser dieser Fahne anfänglich dem Durchmesser der Quelle und würde sich durch Diffusion nur sehr wenig aufweiten.

Unter natürlichen Bedingungen ist die Luftbewegung immer turbulent, wodurch die Duftfahne stark aufgeweitet wird. Diese Turbulenzen zerstören den an sich regelmäßigen Aufbau der Duftfahne. Die Konzentrationsgradienten weisen nur noch im zeitlichen Mittel zur Quelle hin. Bossert & Wilson (1963) und Hirooka & Suwanai (1975) veröffentlichten eine Formel, die die Berechnung der mittleren zeitlichen Konzentration für jeden Ort in der Fahne ermöglicht. Das in der Duftfahne fliegende Tier kann jedoch nur momentane Werte messen, aus denen ein Rückschluß auf die Lage der Quelle nicht möglich ist. Da der Ursprung einer solchen Verteilung immer in Gegenwindrichtung liegt, ist es sinnvoll, die Windrichtung selbst als Orientierungsgrundlage zu benutzen. Fliegt das Tier, so lange es Duft wahrnimmt, windaufwärts, so wird es sich der Quelle mit Sicherheit zumindest nähern. Geht der Kontakt mit der Fahne dabei verloren, so müssen angepasste Reaktionen dafür sorgen, daß dieser wieder hergestellt wird. Versuche im Labor (Kennedy & Marsh, 1974; Marsh et al., 1978) haben gezeigt, daß eine durch Duftstoff ausgelöste positive Orientierung zum Wind (Anemotaxis) wesentlicher Bestandteil der olfaktorischen Orientierung bei Insekten ist.

Für den Seidenspinner (*Bombyx mori* L.), eine durch jahrhundertelange Domestikation flugunfähig gewordene Falterart, konnte Kra-

mer (1975) das Wirkungsgefüge aufklären, welches den laufenden Männchen das Auffinden der chemisch lockenden Weibchen ermöglicht. Der Sexuallockstoff Bombykol löst bei den Männchen dieser Art eine Anemotaxis aus, die jedoch nicht direkt gegen den Wind gerichtet ist, sondern schräg zum Wind unter einem Winkel von ca. 30° erfolgt (Anemomenotaxis). Dieser Menowinkel wird erzeugt, indem auf den quasi sinusförmigen Ausgang des anemorezeptiven Systems eine Drehtendenz nach links oder rechts aufaddiert wird. Diese Tendenz ist dem Betrag nach von der jeweiligen Duftstoffkonzentration weitgehend unabhängig, ihr Vorzeichen aber (links, bzw. rechts) wird von dem zeitlichen Verlauf der Größe des olfaktorischen Reizes dergestalt bestimmt, daß die Wahrscheinlichkeit eines Vorzeichenwechsels mit sinkender Konzentration des Duftstoffes steigt. Das Resultat dieses Prozesses ist eine zickzack-förmige Windaufwärtsbewegung des Männchens, die zur Quelle hin konvergiert.

Dieses System besticht durch Einfachheit und Effizienz. Es erhob sich die Frage, ob es bei Insekten allgemein verbreitet ist. Es war daher zu prüfen, ob sich die charakteristischen Eigenheiten des Bombyx-Systems bei anderen Insekten wiederfinden und ob sie dieses System gegebenenfalls auch im Flug anwenden, da bei vielen Faltern und anderen Insekten, die sich im Flug der Duftquelle nähern, vergleichbare Verhaltensweisen zu beobachten sind: Annäherung an die Duftquelle auf einer zickzack-förmigen Bahn (Steiner, 1953; Wright, 1958; Traynier, 1968; Kennedy & Marsh, 1974; Farkas et al., 1974; Preiss & Priesner, 1978).

Soll das Bombyx-System auch im Flug benutzt werden, so muß die Ermittlung der Windrichtung, die beim laufenden Tier durch Messung der Luftkräfte auf den Körper geschehen kann, auf andere Weise erfolgen. Der einzig vorstellbare Weg dazu ist der über eine optische Kontrolle der Bewegungen des Tieres über dem Untergrund. (Kennedy, 1938; Hannes, 1965; Schneider, 1965; Kennedy & Marsh, 1974).

Die Allgemeingültigkeit des Bombyx-Systems war daher durch die Beantwortung dreier Fragen zu prüfen:

1. Verhalten sich andere Insektenarten im Laufexperiment in ähnlicher Weise wie Bombyx?
2. Wie wird die Windrichtung im Flug erkannt?
3. Wie modifizieren olfaktorische Reize gegebenenfalls die optisch gesteuerte Anemotaxis?

Als Versuchstier wurde der Schwammspinner *Lymantria dispar* L. ausgewählt. Dieser Falter ist dem Seidenspinner verwandtschaftlich nicht allzu fern, ist leicht zu beschaffen, ist ein guter Flieger und sein Pheromon ist bekannt und erhältlich.

Danksagung:

Ich danke Herrn Prof. Dr. D. Schneider für die Themenstellung und die großzügige Unterstützung, die besonders die Entwicklung der "Flugmühle" ermöglichte, sowie für hilfreiche Diskussionen. Mein besonderer Dank gilt Herrn Dr. E. Kramer, durch dessen fachkundige Unterstützung die Entwicklung der Flugmühle möglich wurde. Als kritischer Diskussionspartner bei der Interpretation der Versuchsergebnisse ermöglichte Herr Dr. E. Kramer die modellhafte Darstellung der Ergebnisse in regelungstechnischer Sicht. Besonders danke ich ihm auch für die Einführung in die Rechnerbenutzung und die Durchführung der Rechnersimulationen, wodurch eine Überprüfung der aufgestellten Wirkungsgefüge ermöglicht wurde. Herrn P. Heinecke und Herrn J. Sagunsky von der Elektronik-Werkstatt, Herrn E. Göldner und Herrn J. Stadler von der Feinmechanik-Werkstatt, sowie Herrn A. Kaindl von der Schreinerei verdanke ich den Bau der Flugmühle. Mein Dank gilt auch Frau H. Mayr, Frau C. Huss und Frau J. Schuler, die mir bei der Anfertigung der Fotos halfen, sowie Frau I.S. Rössel, die die Reinschrift der Arbeit durchführte.

B. Material

Für die Versuche wurden männliche Schwammspinner verwendet, die während der Freilandsaison als Puppen gesammelt wurden. Außerhalb der Saison wurden die Tiere aus Freilandeiern an halbsynthetischer Diät bis zum L3-Stadium gezüchtet (Leonard & Doane, 1966), anschließend mit Lärchen- oder Eichenblättern - während der Wintermonate mit Brombeerblättern - gefüttert.

C. Versuche mit laufenden Faltern auf einem Laufkompensator

I. Methode

Die Versuche wurden mit einem Laufkompensator, der "Kramer-Kugel" (Kramer, 1975), durchgeführt, bei dem das Tier auf dem oberen Pol einer Hohlkugel (50 cm $\varnothing$) läuft (Abb. 1). Mit Hilfe eines Positionsdetektors auf Infrarotbasis über dem Nordpol der Kugel wird die Positionsabweichung eines Reflexplättchens auf dem Thorax des Tieres vom Nordpol der Kugel gemessen. Mit diesem Signal wird die Kugel über zwei Servomotoren so gedreht, daß die Abweichung stets minimal ist. Dadurch wird das Tier am Nordpol stabilisiert. Die Bewegung der Kugel spiegelt dann die intendierte Bewegung des Tieres wider. Zwei Impulsgeber registrieren die Bewegung der Kugel in x- und y-Richtung (4 Pulse/1 mm). Die x- und y-Pulse wurden gezählt und die Zählerstände nach jeweils 1 sec ("1sec-Laufvektoren") zur Weiterverarbeitung im Rechner auf Lochstreifen gespeichert. In den Wahlversuchen (s.u.) musste wegen mangelndem Speicherplatz im Rechner die Dauer der Laufvektoren auf 2,5 sec erhöht werden. Parallel dazu wurden die Zählerstände in analoge Signale umgewandelt und auf einem x,y-Schreiber als Laufspur aufgezeichnet. Ein Lauf wurde auf 100 sec begrenzt; pro Tier wurden bis zu 11 Läufe durchgeführt. Als Reiz wurden Luftströmungen (0,1; 0,2; 0,3; 0,4 m/sec) und mit dem weiblichen Sexuallockstoff (7R, 8S)-cis-7,8-epoxy-2-Methyloctadecan (θ -Disparlur) (Iwaki et al., 1974; Mori et al., 1976; Cardé et al., 1977) gemischte Luftströmungen (0,4 m/sec + 0,5; bzw. 0,05; bzw. 0,005 μ g θ -Disparlur auf der Duftquelle im Luftstrom) geboten (μ g = 10^{-6} g; der Sexuallockstoff θ -Disparlur wurde von Mori synthetisiert und enthielt 2% der θ -Enantiomere, Mori et al., 1976; der Duftstoff, gelöst in n-Hexan wurde auf ein Filterpapier -1cm x 3,5cm-

aufgetropft, die angegebenen Konzentrationen beziehen sich auf die aufgetropfte Menge). Die Luftströmungen wurden über eine Auslaßfläche von 10 cm x 2 cm aus konstanter Richtung über den Nordpol der Kugel geleitet. In Versuchen, in denen L. dispar zwischen einer duftstofffreien und duftstoffhaltigen Luftströmung wählen sollte, wurde der Duftstoffgeber in zwei parallele Kanäle geteilt, die separat durchblasen wurden, und von denen jeweils ein Kanal mit Duftstoff belegt war (Abb. 1, schematische Zeichnung). Der duftstoffführende Kanal wurde, von einem Rechner gesteuert, periodisch gewechselt, um apparativ bedingte Asymmetrien auszuschalten. Das Tier lief so vor der Ausströmöffnung, daß bei Gegenwindorientierung die Antennen von jeweils unterschiedlichen Hälften der Strömung beblasen wurden und somit nur jeweils eine Antenne Duftstoff erhielt. Die Dauer einer Periode betrug 100 sec (50 sec/Kanal), ein Versuch lief über 10 Perioden (Versuchsdauer 1000 sec, entsprechend 20 Wechsel). Besondere Sorgfalt wurde auf eine optisch homogene Gestaltung der Umwelt des Tieres verwendet.

II. Vorbehandlung der Tiere

Männliche Puppen wurden in einer feuchten Kammer zum Schlüpfen gebracht. Den einen Tag alten Männchen wurde mit Hilfe von Schellack dorsal der Thorax entschuppt und die ca. 2 cm langen Flügel bis auf einen Rest von ca. 5 mm Länge amputiert. Bei Versuchen mit ein-antennigen Tieren wurde zusätzlich die linke, bzw. rechte Antenne amputiert. Nach einer Erholungsphase von 15 Std. wurde mit Schellack ein Plättchen aus retroreflektierendem Material ($\varnothing$ 4 mm) auf den entschuppten Thorax geklebt und nach einer weiteren Erholungsphase von mindestens zwei Std. die Tiere in den Versuch genommen. Operativ bedingte Ausfälle von Tieren waren selten.

Puppen und geschlüpfte Tiere wurden unter einem hell/dunkel Rhythmus (16:8 Std.) bis zum Versuch gehalten, die Versuche wurden während der zweiten Hälfte der Hellphase durchgeführt, da L. dispar im Freiland zwischen 12.00 und 20.00 Uhr die natürliche Aktivitätsphase besitzt (Schröter, 1976). Die Tiere waren im allgemeinen spontan aktiv oder begannen nach vorsichtigem Anstoßen zu laufen, wobei Unterbrechungen in der Laufaktivität selten und nur kurz waren. Während des Laufens wurden die verbliebenen Flügel-

stummel bewegt; dies wurde als zusätzlicher Indikator für durch die Operation nicht gestörtes Verhalten gewertet, da Tiere, die dieses Verhalten nicht zeigten, im allgemeinen nach kurzer Zeit stehenblieben und auch durch Berühren nicht mehr aktivierbar waren.

III. Ergebnisse und Diskussionen

1. Theoretische Grundlage

Die "Theorie der additiven Sollwertverstellung" als Grundlage der menotaktischen Orientierung konnte von Jander (1957, 1963) für die Schwereorientierung von Insekten formuliert und durch Versuche von Wendler (1975) bestätigt werden. Ein gleichartiges Funktionsprinzip wurde bereits früher bei der Gleichgewichtsorientierung durch die paarigen Statolithenorgane bei Fischen und Krebsen gefunden (v. Holst, 1950; Braemer, 1958, Schöne, 1959). Die Gültigkeit dieser Theorie als Grundlage der anemomenotaktischen Orientierung konnte von Linsenmair (1968, 1969, 1970) für die Windorientierung von Tenebrioniden, Mistkäfern und Skorpionen und von Kramer (1975) für die Orientierung von Bombyx mori im homogenen Duftfeld nachgewiesen werden. Die Sinnesorgane, welche die Wahrnehmung der Windrichtung erlauben, sprechen auf Bewegung der Fühler im Pedicellus-Flagellungelenk an. Vermutlich handelt es sich dabei um die Johnston'schen Organe, deren Funktion als Strömungssinnesorgan u.a. von Heran (1959), Gewecke (1967) und Gewecke & Schlegel (1970) nachgewiesen werden konnte.

Entsprechend der "Theorie der additiven Sollwertverstellung" ist das Eingangssignal des anemorezeptiven Systems (Antennen) sinusförmig von der Winkelstellung des Meßsystems zur Windrichtung abhängig. Entsprechend einem Kompensationsmechanismus (Jander, 1957, 1963) ergeben sich menotaktische Laufwinkel durch die vorzeichenrichtige Addition einer Eigendreh Tendenz (entsprechend Drehung nach links, bzw. nach rechts) auf die vom anemorezeptiven System verursachte Drehtendenz, die eine Regelung auf $\alpha = 0^\circ$ (α = Winkel zwischen Lauf- und Windrichtung) bedingt (Abb. 2). Linsenmair (1969) konnte für Tenebrioniden und Mistkäfer zusätzlich eine intramodale Winkeltransponierung bei der Windorientierung nachwei-

sen (Einregelung der Laufrichtung in Mit- bzw. Gegenwindrichtung und entsprechende Addition der Eigendrehtendenz). Konsequenzen aus dieser Theorie ohne Einbeziehung der Winkeltransponierung, die bei *Bombyx* nicht gefunden wurde, sind:

- zwei zur Windrichtung symmetrische, menotaktische Laufwinkel,
- stabile menotaktische Laufwinkel sind nur zwischen $\pm 90^\circ$ möglich,
- wird durch eine Störung, durch die das maximale Drehsignal aus dem anemorezeptiven System kleiner wird als die Eigendrehtendenz, der Bereich zwischen $\pm 90^\circ$ verlassen, so dreht das Tier über den größeren Winkel in den stabilen Bereich zurück, d.h. Schleifen (loops) werden windabwärts gerichtet, begonnen,
- je größer der Menowinkel, umso wahrscheinlicher sind die loops. Menowinkel über $\pm 90^\circ$ haben ständiges Kreiseln zur Folge.

2. Anemotaktische Orientierung

2.1. Versuch des Nachweises menotaktischer Laufwinkel

In Abb. 3 sind Beispiele für registrierte Laufspuren bei unterschiedlicher Windgeschwindigkeit abgebildet.

- Für Einzelläufe von 100 sec Dauer wurden Histogramme der Winkel zwischen den 1sec-Laufvektoren und der Windrichtung erstellt. Die Histogramme der originalen 1sec-Laufvektoren ließen die von der Theorie geforderte O° -symmetrische Zweigipfligkeit nicht erkennen (Abb. 4a). Das Auswerteverfahren wurde deshalb verfeinert, indem die Spur 1. mit Hilfe eines gleitenden Mittels über 5 Vektoren geglättet (Abb. 4b) und 2. zusätzlich eine Wichtung eingeführt wurde: Der Grad der Wichtung der Vektoren erfolgte in Abhängigkeit von der Winkeländerung zwischen den 4 benachbarten Vektoren (Abb. 4c). Auch hier zeigte sich die erwartete Zweigipfligkeit nicht. Allerdings waren die Histogramme auch nicht eingipflig O° -symmetrisch, wie bei einer Gegenwindorientierung ohne Addition einer Eigendrehtendenz ("positive Grundorientierung") zu erwarten wäre. Vielmehr finden sich in den Histogrammen der Einzelläufe häufig mehrere bevorzugte Richtungen (Gipfel), die darauf schließen lassen, daß häufig Drehtendenzen vorhanden sind, die jedoch dem Betrag als auch dem Vorzeichen nach unregelmäßig sind. Die Läufe

setzen sich somit aus mehreren, vereinzelt längeren Teilstücken mit relativ konstantem Laufwinkel zur Windrichtung zusammen. Die bevorzugten Laufrichtungen liegen zum überwiegenden Teil in der windaufwärts gerichteten Kreishälfte, jedoch ist eine Beschränkung auf einen Winkelbereich von $\pm 90^\circ$, wie sie von der Theorie gefordert wird, nicht gegeben.

- Alle Versuche, die mit einem Tier in fortlaufender Serie (ohne Störung des Tieres auf der Kugel) durchgeführt wurden (maximal 11 Läufe) wurden zusammengefaßt. Die Summenhistogramme (Läufe geglättet und gewichtet) ergaben eingipflige O° -symmetrische Verteilungen (Abb. 5). Die geringe Asymmetrie nach links ist durch eine kleine Inhomogenität der optischen Umgebung verursacht. Die in den Histogrammen der Einzelläufe von 100 sec Dauer aufgetretenen mehreren bevorzugten Richtungen erwiesen sich durch die Erhöhung der Versuchsdauer als nicht konsistent im Sinne der Kramerschen Vorstellung und streuen offenbar Gaußisch um den Nullpunkt. Eine Gaußsche Anpassung an die Verteilung wurde nicht versucht, weil offenbar eine Normalverteilung einer Gleichverteilung, die durch Voll-drehungen der Tiere während des Laufens verursacht ist, überlagert ist. Für Einzeltiere ließ sich somit kein über längere Zeit stabiler menotaktischer Laufwinkel zur Windrichtung nachweisen.

- Versuche mit verschiedenen Tieren bei gleicher Windgeschwindigkeit wurden zusammengefasst. Pro Tier wurden maximal drei Läufe von 100 sec Dauer einbezogen, um den Einfluß einer unterschiedlichen Laufmotivation zu reduzieren (Abb. 6). Dieser Auswertung liegt die Hoffnung zugrunde, durch weitere Vergrößerung der Anzahl gemeinsam betrachteter Läufe möglicherweise dennoch vorhandene menotaktische Laufwinkel zu erkennen. Da mit der Möglichkeit einer interindividuellen Streuung der Menowinkel gerechnet werden muß, ist diese Methode nur dann zum Nachweis von zwei O° -symmetrischen Menowinkeln geeignet, wenn sie einen Mindestbetrag besitzen, da andernfalls eine Zweigipfligkeit durch die Streuung zur Eingipfligkeit verschmilzt. In einem weiteren Auswerteschritt wurde für jeden Einzellauf der Winkel der 100 1sec-Laufvektoren nicht mehr auf die Windrichtung, sondern auf die mittlere Laufrichtung des Tieres während des Versuchs (Winkel zwischen Start-Endpunkt und der Windrichtung) bezogen. Dieser Korrektur lag die Vorstellung zugrunde,

daß die beiden menotaktischen Winkel nicht symmetrisch zur O^O -Windrichtung liegen könnten, sondern zu einer mittleren Laufrichtung, die durch eine individuell verschiedene einseitige Drehtendenz des Tieres verursacht sein könnte. In Histogrammen wurden wiederum die Läufe verschiedener Tiere (je 3 Läufe à 100 sec/Tier einbezogen) bei gleicher Windgeschwindigkeit zusammengefaßt und der Absolutwert der Winkel aufgetragen, wodurch die Anzahl der Werte pro Winkelklasse nochmals um den Faktor 2 erhöht wurde (bei O^O -symmetrischer Verteilung) (Abb. 7). Beide Auswerteverfahren ergaben jedoch eingipflige O^O -symmetrische Verteilungen.

Mit den angewandten Auswertemethoden konnten weder für das Einzeltier, noch bei Zusammenfassung der Läufe für verschiedene Tiere gemeinsam, menotaktische O^O -symmetrische Laufwinkel, wie sie von dem Bombyx-Modell gefordert werden, nachgewiesen werden. Somit scheidet die Vorstellung einer menotaktischen Orientierung, bei der eine dem Betrag und Vorzeichen nach konstante Eigendrehtendenz dem Eingangssignal des anemorezeptiven Systems aufaddiert ist, ebenso aus, wie die Vorstellung einer alternierenden Menotaxis (Eigendrehtendenz dem Betrag nach konstant, jedoch dem Vorzeichen nach alternierend). In einzelnen Läufen traten dennoch gelegentlich scheinbare Menowinkel auf. Sie sind aber immer gleichsinnig nach links gerichtet und sind durch Konkurrenz der erwähnten schwachen optischen Reize erklärbar.

2.2. Allgemeine Eigenschaften der Laufspuren

Ein Merkmal der Laufspuren besteht in einer augenfälligen Musterung. Bereiche mit hoher Stetigkeit (= Verhältnis der Länge des Vektors zwischen Start- und Endpunkt eines Laufes und tatsächlicher Weglänge), d.h., gestreckte Laufbereiche, alternieren mit solchen geringer Stetigkeit = "Suchphasen" (Abb. 3). Die Suchphasen bestehen aus einer unregelmäßigen Folge von links- und rechts-sinnigen Kreisläufen (Abb. 8). Dabei ist die Drehgeschwindigkeit unabhängig von der Windgeschwindigkeit. Eine komplexe Abhängigkeit der Drehgeschwindigkeit von der Bahngeschwindigkeit konnte demgegenüber in den Läufen nachgewiesen werden (Abb. 8). Die Einzelläufe wurden dazu auf den Wert der maximalen Bahngeschwindigkeit während eines Laufes (Mittelwert aus den zehn Spitzenwerten) nor-

miert und in einer dreidimensionalen log-Häufigkeitsdarstellung die Winkelgeschwindigkeit ω gegen die Laufgeschwindigkeit v aufgetragen (Abb. 9). Geringe Winkelgeschwindigkeiten treten im allgemeinen bei hoher Bahngeschwindigkeit auf, entsprechend hohe Winkelgeschwindigkeiten bei geringer Bahngeschwindigkeit. Jedoch findet sich zwischen diesen beiden Extremen kein kontinuierlicher Übergang. Die Häufigkeitsverteilung ist über alle Bereich der Winkelgeschwindigkeit durch eine Einsenkung zwischen hohen und niedrigen Laufgeschwindigkeiten ausgezeichnet. Mittlere Laufgeschwindigkeiten sind seltener, d.h., es gibt zwei bevorzugte Laufgeschwindigkeiten ("Gänge"). Diese Senke findet sich auch in der entsprechenden Verteilung der Laufwinkel bezüglich der Windrichtung in Abhängigkeit von der Laufgeschwindigkeit (Abb. 9) und stützt diese Vorstellung. Kreisläufe mit geringem Radius sind immer mit einer abrupten Reduktion der Laufgeschwindigkeit verknüpft ("1. Gang") (Abb. 8). Bei diesen Kreisen ist die Winkelgeschwindigkeit im allgemeinen sehr groß und von der Einstellung der Tiere zur Windrichtung unbeeinflusst. Dies bedeutet, daß das Drehsignal aus dem anemorezeptiven System entweder unterdrückt oder so gering ist, daß es sich gegenüber dem Eigendrehmoment nicht auswirkt. Änderungen in der Drehrichtung erfolgen abrupt, ebenso erfolgt der Übergang in die gestreckte Laufphase unvermittelt. Kreisläufe mit größerem Radius sind in der Regel nicht mit einer Reduktion der Laufgeschwindigkeit verknüpft, sie entspricht der Laufgeschwindigkeit während der "Laufphase" ("2. Gang"). Die Drehgeschwindigkeit ist nicht unabhängig von der Einstellung der Tiere zur Windrichtung, so daß in diesen Fällen mit einer Addition der beiden Drehmomente zu rechnen ist. Der Übergang in die Laufphase ist eher als fließend anzusprechen, ebenso wie der Eintritt in derartige Kreisläufe. Die auftretenden Kreisläufe, besonders auch innerhalb der Suchphase, werden sowohl windabwärts, als auch windaufwärts beginnend, durchlaufen. Innerhalb der Laufspuren können häufig relativ stabile Laufstücke gefunden werden, deren Ausrichtung zum Wind größer $+ 90^\circ$ ist (Abb. 3 und 8).

2.3. Einfluß unterschiedlicher Windgeschwindigkeiten

Die Summenhistogramme der Winkel zwischen den 1sec-Laufvektoren

und der Windrichtung - die Läufe verschiedener Tiere bei gleicher Windgeschwindigkeit wurden zusammengefasst - ergaben in allen Fällen eingipflige Gaußsche Verteilungen, die mit zunehmender Windgeschwindigkeit steiler wurden (die Summenhistogramme von Versuchen mit verschiedener Windgeschwindigkeit wurden auf gleiche Fläche normiert). Gleichzeitig nahm derjenige Anteil der Gleichverteilung ab, welcher der Gaußschen Verteilung überlagert ist (siehe Abs.2.1.) (Abb. 6). Bei einer Windgeschwindigkeit von 0,1 m/sec ist der Anteil der Gleichverteilung dominant. Ein Vergleich der Häufigkeiten in den Winkelbereichen zwischen $\pm 30^\circ$ (Sektor 1) mit dem gleich großen Bereich zwischen $\pm 150^\circ$ (Sektor 4) (Abb. 10) zeigt jedoch noch eine Bevorzugung des windzugewandten Sektors, so daß auch diese Windgeschwindigkeit offenbar einen überschwelligen Reiz darstellt. Bei linearer Extrapolation schneidet diese Kurve die Abszisse bei 0,07 m/sec. Die Schwelle für die Anemotaxis liegt also mindestens bei 0,07 m/sec. Im Bereich dieser Windgeschwindigkeit verliert sich die positive Anemotaxis und geht in random walk über.

Die Verschmälerung der Winkelhistogramme bei steigender Windgeschwindigkeit könnte einerseits durch eine geringere Streuung der Läufe der verschiedenen Tiere bezüglich der Windrichtung bedingt sein, andererseits durch eine zunehmende Stabilisierung der Einzelläufe bezüglich der mittleren Laufrichtung, unabhängig von der Ausrichtung zur Windrichtung. Wird der Winkel für jeden der 100 1sec-Laufvektoren der Einzelläufe nicht mehr auf die Windrichtung, sondern auf die mittlere Laufrichtung des Tieres (Winkel zwischen Start-Endpunkt und der Windrichtung) bezogen und in den Histogrammen die derart korrigierten Läufe verschiedener Tiere zusammengefasst, so ergibt sich mit zunehmender Windgeschwindigkeit eine deutliche Verschmälerung der Histogramme (Abb. 7). Große Winkelabweichungen treten bei steigender Windstärke mit geringerer Häufigkeit auf. Eine quantitative Auswertung der Suchphasen ergab mit zunehmender Windgeschwindigkeit eine signifikante Reduktion der 360° -Kreisläufe (Abb. 11) (die Häufigkeit der Änderung der Drehrichtung war jedoch von der Windgeschwindigkeit unbeeinflusst). Ein Maß für die Stabilität der Einzelläufe stellt die Stetigkeit der Läufe (Länge des mittleren Laufvektors / Bahnlänge) dar

(Abb. 12). Sie nimmt mit steigender Windgeschwindigkeit signifikant zu. Dies bedeutet, daß die Einzelläufe bezüglich der mittleren Laufrichtung stabiler werden. Da zusätzlich eine Reduktion der Streuung der mittleren Laufrichtungen nachweisbar ist, ist mit steigender Windgeschwindigkeit neben der Stabilisierung der Laufrichtung in den Einzelläufen zusätzlich eine Verbesserung der Orientierung der Läufe in Gegenwindrichtung gegeben.

Die mittlere Laufgeschwindigkeit betrug bei der niedrigsten Windgeschwindigkeit ($0,1 \text{ m/sec}$) = $2,1 \text{ cm/sec}$. Bei einer Windgeschwindigkeit von $0,2 \text{ m/sec}$ nahm sie auf $2,6 \text{ cm/sec}$ signifikant zu und blieb von einer weiteren Erhöhung der Windgeschwindigkeit unbeeinflusst. Das gleiche Resultat ergab sich qualitativ, wenn die Laufgeschwindigkeit aus den 10 Spitzenwerten innerhalb eines Versuchs bestimmt wurde (Abb. 13). Tiere, die während des Versuchs das Laufen einstellten, begannen regelmäßig nach Vergrößerung des Windsignals - Erhöhung der Windgeschwindigkeit - wieder zu laufen. Somit scheint eine orthokinetische Komponente bei der Windorientierung mitbeteiligt zu sein.

Im reizlosen Zustand (random walk) ist eine Gleichverteilung der Laufrichtungen erst über längere Zeit erreicht, da nach Scharstein (in Vorb.) bei Änderung der Laufrichtung nicht alle Winkel des Vollkreises gleich wahrscheinlich sind, sondern kleine Winkeländerungen höhere Wahrscheinlichkeit haben. Sie werden verursacht durch kleine, stochastisch auftretende Drehmomente, die Gaußisch um die jeweilige Richtung des Tieres (0° -symmetrisch) verteilt sind. Die Laufrichtung an einem beliebigen Ausgangspunkt bleibt damit in Abhängigkeit von der Breite der Verteilung mehr oder weniger lange erhalten. Bei Anwesenheit von richtenden Reizen, hier durch Windreize, ist die 0° -symmetrische Verteilung durch Addition des richtenden Drehmoments in jedem Moment zur Reizrichtung hin verschoben. Das zeitliche Mittel dieser Drehmomente äußert sich in den Winkeldifferenzen (= Winkelgeschwindigkeit ω) aufeinanderfolgender 1sec-Laufvektoren. Für den annähernd unorientierten Zustand gibt Abb. 14 bei der Windgeschwindigkeit $0,1 \text{ m/sec}$ die Verteilung wieder. Um die Streuung zu verkleinern, sind die Absolutwerte aufgetragen; dies ist berechtigt, weil keine deutlichen gleichgerichteten Drehtendenzen beobachtet wurden. Diese Kurve

spiegelt in etwa die O^0 -symmetrische Verteilung der stochastisch auftretenden Drehmomente wider. Mit zunehmend orientiertem Lauf sollte sich die Verteilung verbreitern, wenn zu den stochastischen Drehmomenten die richtenden Drehmomente addiert werden. Wie Abb. 14 zeigt, ist dies nicht der Fall, sie werden eher schmaler. Die Unterschiede sind zwar gering, scheinen aber doch systematisch zu sein. Dies wird aus Abb. 15 ersichtlich, in der die Summe der Differenzen zwischen den Klasseninhalten der Histogramme bei höheren Windgeschwindigkeiten (0,2; 0,3; 0,4 m/sec) und denen bei 0,1 m/sec dargestellt ist. Man erkennt, daß mit steigender Windgeschwindigkeit kleine Winkelgeschwindigkeiten in gesetzmäßiger Weise zunehmend häufiger vorkommen. Zusätzlich ist in Abb. 15 die mittlere quadratische Abweichung der Differenzensummen von Null in Abhängigkeit von der Windgeschwindigkeit dargestellt und läßt einen linearen Zusammenhang erkennen. Der stochastische Prozess scheint nach diesen Befunden von der Anwesenheit richtender Reize nicht unabhängig zu sein. Dieser Effekt kann jedoch auch durch die Wahl eines zu großen Zeitintervalls bestimmt sein, da in den Versuchen nicht das momentane Drehmoment, das der Scharsteinschen Theorie zugrunde liegt, errechnet wurde, sondern dessen zeitliches Mittel, dessen Streuung mit zunehmendem Meßintervall gegen Null strebt. Dieser Vorgang wird bei zunehmender Reizstärke noch weiter verstärkt. Die Entscheidung hierüber bleibt speziell angesetzten Versuchen vorbehalten.

2.4. Versuche mit ein-antennigen Tieren

Mit ein-antennigen Tieren wurden Versuche nur bei einer Windgeschwindigkeit von 0,4 m/sec durchgeführt. Die 1sec-Laufvektoren wurden mit den gleichen Auswertprogrammen analysiert wie die Versuche zwei-antenniger Tiere.

- Die Winkel zwischen den 1sec-Laufvektoren und der Windrichtung ergaben ein ein-gipfliges Summenhistogramm, das annähernd O^0 -symmetrisch ist (Abb. 16). Eine geringe Verschiebung zur Halbkreis-hälfte, die auf der Seite der intakten Antenne liegt, läßt sich beim Betrachten der mittleren Laufrichtungsvektoren nachweisen ($p \approx 0,05$) (Tab. 1) - siehe auch Linsenmair, 1970 -. Bezüglich der

Streuung ist die Verteilung mit der vergleichbar, die mit zwei-antennigen Tieren bei halber Windgeschwindigkeit (0,2 m/sec) erstellt wurde (Abb. 16)^x. Gleiches gilt auch nach Korrektur der Winkelabweichungen um den Winkelbetrag des mittleren Laufvektors. Entsprechend ist die Stetigkeit der Läufe und die Anzahl der 360°-Drehungen gegenüber den Läufen zwei-antenniger Tiere in gleicher Weise verändert (Abb. 11 und 12).

- Das Summenhistogramm der Winkeländerungen aufeinanderfolgender Laufvektoren ("ω-Verteilung") entspricht demgegenüber dem, das mit zwei-antennigen Tieren bei der gleichen Windgeschwindigkeit (0,4 m/sec) erstellt wurde (Abb. 15). Da die Laufgeschwindigkeit der Tiere nach Amputation einer Antenne signifikant niedriger lag als bei zwei-antennigen Tieren (Abb. 13), entspricht das 1sec-Mittel der Drehendenz, das in der ω-Verteilung dargestellt ist, einer Mittelung über eine wesentlich kürzere Laufstrecke, entsprechend einem kürzeren Meßintervall bei gleicher Laufgeschwindigkeit. Da die Streuung der ω-Verteilung von der Wahl des Zeitintervalls abhängig ist und mit zunehmendem Meßintervall gegen Null strebt, sollte die Verteilung - wenn überhaupt - entsprechend verbreitert sein. Die Δ-Verteilung dieser Läufe ist verbreitert. Dies sollte ebenfalls zu einer weiteren Verbreiterung der ω-Verteilung führen. Tatsächlich wird sie aber schmaler und entspricht der ω-Verteilung von intakten Tieren. Die ω-Verteilung war offensichtlich unbeeinflusst von der Amputation einer Antenne und scheint unabhängig von der Bestimmung der Windrichtung zu sein (siehe Δ-Verteilung).

Ein-antennige Tiere zeigen keine Arenabewegungen (Abb. 17 und 18). Das Tier scheint mit einer Antenne eine ausreichende Information über die Windrichtung zu erhalten und auch mit nur einer Antenne zur Einregelung der Laufrichtung bezüglich der Windrichtung imstande zu sein. Jede Antenne muß somit Drehkommandos im Mit- und Gegenurzei-

^x Tiere, denen beide Antennen amputiert wurden zeigten auch weiterhin eine Laufaktivität, welche der ein-antenniger Tiere ähnlich war. Eine Ausrichtung der Läufe in Gegenwindrichtung war nicht mehr erkennbar, so daß anzunehmen ist, daß außer den Antennen keine weiteren anemorezeptiven Organe, wie z.B. bei *Schistocerca* (Camhi, 1969), *Locusta* (Gewecke, 1977) und *Periplaneta* (Camhi & Tom, 1968), vorhanden sind.

gersinn liefern können (Abb. 17), jedoch wird die Windrichtung nur mit einer Genauigkeit erkannt, welche der zwei-antennigen Tiere bei halber Windgeschwindigkeit entspricht (Abb. 16). Die Antennen scheinen somit bezüglich der Richtungserkennung additiv verschaltet zu sein, entsprechend einer synergistischen Verschaltung, wie sie auch bei der Lageorientierung bei Fischen (v. Holst, 1950) und Krebsen (Schöne, 1959) nachgewiesen wurde. Die von den paarigen Statolithenorganen stammenden Erregungen werden addiert; diese Summe ist die Grundlage der Drehtendenzstärke. Eine tropotaktische Verrechnung, wie sie für die Photo(meno)taxis z.B. von Birukow (1954, 1958) und Jander (1957, 1963) vermutet wurde, scheidet damit aus. Bei tropotaktischer Verrechnung müßte, da die Erregung der beiden Sinnesorgane voneinander subtrahiert wird, die sinusförmige Kennlinie steiler werden und damit zu einer besseren Einregelung des Laufes in Gegenwindrichtung führen. Demgegenüber scheint, wie aus der ω -Verteilung ersichtlich ist (Abb. 14), eine davon unabhängige Information über die Windstärke vorzuliegen, die von einer Antenne betragsmäßig richtig vermittelt werden kann.

Als Rezeptoren könnten möglicherweise einerseits wie bei der Honigbiene (Heran, 1959) die Böhmschen Haarfelder an den basalen Segmenten der Antenne (Scapus und Pedicellus) (Böhm, 1911) in Verbindung mit der Information, die durch die Johnston'schen Organe geliefert wird, dienen. Die Böhmschen Haarfelder scheinen bei Insekten allgemein verbreitet zu sein: z.B. bei *Locusta migratoria* (Gewecke, 1972), bei Formiciden und anderen Hymenopteren (Markl, 1962; Masson, 1972), bei *Bombyx mori* (Schneider & Kaissling, 1957), bei *Lymantria dispar* (eigene Raster-Elektronenmikroskopische Untersuchungen). Die Verteilung der Rezeptorfelder an den basalen Segmenten erlaubt die Kontrolle jeder beliebigen Stellung der Antenne bezüglich des Kopfes (s.a. z.B. für *Bombyx*: Schneider & Kaissling, 1956). Die Stellung jeder einzelnen Antenne wird in Abhängigkeit von der Anströmgeschwindigkeit aufgrund der Meldungen des eigenen Johnston'schen Organs (z.B. bei der Honigbiene: Heran, 1979) bzw. der eigenen campaniformen Sensillen am Pedicellusrand (z.B. bei *Calliphora*: Gewecke & Schlegel, 1970) aktiv verändert, wodurch eine Meßbereichserweiterung für das jeweilige Johnston'sche Organ erreicht wird. Bei *L. dispar* wären auch die sehr sensiblen Mechanorezeptoren an den Enden der Äste der Antennengeißel (Scheffler, 1972 und 1975) für diese Funktion geeignet. Sie sitzen annähernd im rechten Winkel zur Körperlängsachse und erfahren somit eine maximale Erregung durch frontale Luftströmungen. Auch sie könnten für die geeignete Positionierung der Antenne sorgen, während die Böhmschen Haarfelder diese Antennenposition melden.

3. Orientierung im Duftfeld

3.1. Homogenes Duftfeld

3.1.1. Einfluß unterschiedlicher Lockstoff-Konzentrationen

In diesen Versuchen wurde die Windgeschwindigkeit bei 0,4 m/sec konstant gehalten und Lockstoffquellen, die mit unterschiedlichen Konzentrationen belegt waren, in den Luftstrom eingeführt: 0,5 µg; 0,05 µg; 0,005 µg + Disparlur.

Ein zu *Bombyx mori* analoges Verhalten kann von *Lymantria dispar* genau genommen nur bei der Orientierung im homogenen Duftfeld erwartet werden, da *Bombyx* in duftstofffreien Luftströmungen keine Gegenwindorientierung durchführt. Um zu überprüfen, ob die Anwesenheit von Lockstoff in den Luftströmungen eine anemomenotaktische Orientierung entsprechend dem *Bombyx*-Modell verursacht, wurden wie bei der reinen Windorientierung Summenhistogramme der Winkel zwischen den 1sec-Laufvektoren und der Windrichtung erstellt. Die Läufe verschiedener Tiere bei gleicher Duftstoffkonzentration wurden zusammengefasst. Wie in den Versuchen bei duftstofffreiem Wind ergaben sich eingipflige O^O -symmetrische Verteilungen; Abweichungen von der O^O -Symmetrie sind immer gleichsinnig nach rechts gerichtet und durch die Konkurrenz der schwachen optischen Reize erklärbar (Abb. 18). Auch die Histogramme, die nach der Korrektur der Winkel der 1sec-Laufvektoren zur Windrichtung um den Betrag der mittleren Laufrichtung erstellt wurden, ergaben eingipflige O^O -symmetrische Verteilungen. Bevorzugte links-rechts-symmetrische Laufwinkel waren somit auch bei der Orientierung im homogenen Duftfeld nicht nachweisbar. Zwei Einzelläufe mit anscheinend alternierender Anemomenotaxis wurden allerdings registriert; ihre Besonderheiten, die einem menotaktischen Orientierungsmechanismus entsprechend dem *Bombyx*-Modell jedoch widersprechen, werden in Abs. 3.1.2. diskutiert.

Einführung einer Duftstoffquelle von 0,005 µg in die Luftströmung verringerte, verglichen mit den Ergebnissen aus Versuchen mit duftstofffreiem Wind gleicher Geschwindigkeit, die Streuung der Winkel zwischen den 1sec-Laufvektoren und der Windrichtung, bzw. der mitt-

leren Laufrichtung, signifikant (Abb. 18 und 19, das Prinzip der Darstellung in Abb. 19 ist in Abs. 2.3. beschrieben, die Differenzbildung erfolgte bezüglich der Verteilung aus den Versuchen mit duftstofffreiem Wind). Zusätzlich ist eine Reduktion der Streuung der mittleren Laufrichtungen nachweisbar. Dies bedeutet, daß bereits durch Duftstoffquellen von $0,005 \mu\text{g}$ in der Luftströmung die mittlere Laufrichtung, verglichen mit reinen Windversuchen, noch stabiler beibehalten wird - die Stetigkeit ist signifikant höher ($0,71$ bei $0,005 \mu\text{g}$; Vergleichswert bei duftstofffreiem Wind: $0,54$) - und die Ausrichtung der Läufe in Gegenwindrichtung nochmals verbessert wird. Mit steigender Duftstoff-Konzentration wird jedoch die Verteilung der Laufwinkel zur Windrichtung wieder breiter (Abb. 18), während die Verteilung der Laufwinkel um die mittlere Laufrichtung mit steigender Konzentration weiter verschmälert wird (Abb. 19). Die Zunahme der Stabilität der Laufrichtung bei steigender Duftstoff-Konzentration kann durch das relativ grobe Maß der Stetigkeit (Vektorlänge/Bahnlänge) zwar nicht statistisch gesichert werden, jedoch läßt die Darstellung in Abb. 18 gesetzmäßige Änderungen erkennen, die sich bei Berechnung der mittleren quadratischen Abweichung der Differenzsummen von Null als statistisch signifikant abhängig von der Duftstoff-Konzentration erwiesen. Mit steigender Konzentration wird somit die mittlere Laufrichtung vom Einzeltier zunehmend stabiler eingehalten, jedoch die Ausrichtung der Läufe bezüglich der Windrichtung verschlechtert, was zu einer seitlichen Vergrößerung des belauften Areals führt.

Die mittlere Laufgeschwindigkeit betrug bei einer Duftstoff-Konzentration von $0,5 \mu\text{g}$ auf der Quelle (Windgeschwindigkeit $0,4 \text{ m/sec}$) $2,86 \text{ cm/sec}$; sie war unabhängig von der Duftstoff-Konzentration (siehe auch Abb. 25) und lag nicht signifikant höher als in Versuchen mit reinem Wind (Vergleichswert: $2,49 \text{ cm/sec}$).

Die Winkeldifferenzen (= Winkelgeschwindigkeit ω) aufeinanderfolgender 1sec-Laufvektoren, die ohne richtenden Reiz das zeitlich Mittel der stochastisch auftretenden Drehmomente und bei Anwesenheit eines richtenden Reizes das zeitliche Mittel der Summe aus stochastisch auftretendem und reizbedingtem Drehmoment darstellen (siehe Abs.2.3), werden durch die Duftstoffgabe deutlich beeinflusst (Abb. 20). Ent-

sprechend dem Einfluß steigender Windgeschwindigkeit (Abb. 14) werden die Verteilungen nochmals verschmälert. Die Beimischung geringer Duftstoff-Konzentration ($0,005 \mu\text{g}$ auf der Quelle) hat eine sprunghafte Verschmälerung der Verteilung, verglichen mit der bei duftstofffreiem Wind gleicher Geschwindigkeit, zur Folge. Eine Erhöhung der Duftstoff-Konzentration auf $0,05 \mu\text{g}$ bleibt ohne Einfluß auf die ω -Verteilung, jedoch wird sie bei einer weiteren Steigerung der Konzentration auf $0,5 \mu\text{g}$ wieder breiter. Da die Laufgeschwindigkeit unabhängig von der Duftstoff-Konzentration war, spricht dies für eine distinkte reizbedingte Beeinflussung des stochastischen Prozesses.

Wie aus Versuchen ersichtlich war, in denen die Tiere zwischen einem duftstoffbeladenen und einem duftstofffreien Luftstrom wählen konnten, ermöglicht erst eine Konzentration von $0,005 \mu\text{g}$ auf der Quelle dem Tier eine von der Zufallsverteilung der Wahlen differente Bevorzugung des duftstoffbeladenen Kanals (siehe Abs. 3.2.). Insofern scheint bereits eine schwelennahe Duftstoffkonzentration ($0,005 \mu\text{g}$) die deutlichen Änderungen in der Orientierungsleistung auszulösen, was mit einer "Alles- oder Nichts"-Änderung zu vergleichen wäre. Bei schwelennaher Duftstoffkonzentration wird die tierfeste Gaußsche Wahrscheinlichkeitsverteilung der Winkelwahl, deren 1sec-Mittel die ω -Verteilung darstellt, sprunghaft verschmälert (Abb. 20), die Stetigkeit der Laufspuren bezüglich der mittleren Laufrichtung steigt sprunghaft an (Abb. 19) und die Gegenwindorientierung wird verbessert (Abb. 18). Die Information über die Windrichtung bei Anwesenheit von Duftstoff wird somit stärker bewertet als bei duftstofffreiem Wind gleicher Geschwindigkeit.

3.1.2. Allgemeine Eigenschaften der Laufspuren

Abb. 21 zeigt fünf charakteristische Beispiele von Laufspuren, die bei einer Windgeschwindigkeit von $0,4 \text{ m/sec}$ und einer Duftstoff-Konzentration von $0,5 \mu\text{g}$ $\oplus$ Disparlur auf der Quelle registriert wurden. Die Registrierung der Läufe erfolgte ohne zeitlich Unterbrechung in fortlaufender Folge; die in einzelnen Registrierungen auftretenden Nadeln stellen Zeitmarken dar, wobei zwischen zwei Marken eine Versuchsdauer von 50 sec liegt.

Die Läufe sind im allgemeinen mit hoher Stetigkeit gegenwindorientiert (Abb. 21), jedoch werden sie mit fortschreitender Versuchsdauer teilweise unruhiger. O° -symmetrische menotaktische Laufwinkel bezüglich der Windrichtung lassen sich auch bei Duftstoffbeimischung nicht nachweisen (Abs. 3.1.). Abb. 21 läßt vielmehr deutlich eine in vielen Läufen erkennbare Fluktuation des mittleren Laufwinkels erkennen. In zwei von insgesamt fünfzig Versuchen, von denen einer in Abb. 21 gezeigt ist, treten jedoch anscheinend zwei menotaktische, zur Windrichtung symmetrische Laufrichtungen auf. Diese Winkel wurden jedoch nicht stabil beibehalten; die Änderungen der Laufrichtung zeigen gesetzmäßige Eigenschaften, die Hinweise auf den zugrunde liegenden Mechanismus der Orientierung geben. Die Laufspur setzt sich aus einzelnen arkadenförmigen Teilstücken zusammen. Ein offenbar spontan auftretendes Drehmoment wirft das Tier aus der momentanen Laufrichtung, wobei der Winkel zwischen Lauf- und Windrichtung stark vergrößert wird und im allgemeinen Werte bis zu ca. 120° erreicht werden. Eine nachfolgende langsamere Rückdrehung bringt das Tier wieder in Gegenwindrichtung. Ein sehr hohes Drehmoment würde im Extremfall zu einer Volldrehung, die wiederholt in den Laufspuren auftritt, führen. Die Rückdrehung könnte einerseits durch das zeitliche Abklingen eines Drehkommandos ("Drehmomentspuls") und der gleichsinnig wirkenden Anemotaxis, andererseits durch das nach einem Drehmomentsstoß allein wirksam werdende anemorezeptive Signal bedingt sein. Da wiederholt Folgen von gleichsinnigen Kreisläufen mit zunehmend größer werdendem Radius registriert wurden (siehe auch Abb. 8 bei reiner Windorientierung), scheinen spontan auftretende Drehmomentspulse, die entsprechend einer Zeitfunktion abklingen, in Kombination mit dem anemotaktischen Signal für die Arkadenstruktur verantwortlich zu sein. Eine Folge von links gerichteten ungefähr aequidistanten Drehmomentspulsen mit nachfolgender Rückdrehung erzeugt eine scheinbare menotaktische Laufrichtung nach links. Entsprechendes gilt für Serien rechts gerichteter Drehmomentspulse. Auch in Läufen ohne auffällige Zickzackstruktur fallen derartige starke Änderungen der Laufrichtung mit nachfolgender langsamerer Rückdrehung auf (Abb. 21, Pfeile), jedoch scheinen in diesen Fällen die Drehmomentspulse mit geringerer Häufigkeit und/oder häufiger wechselnder Polarität zu erfolgen. Neben diesen Arkaden treten

jedoch auch die für die Suchphase charakteristischen Folgen von links- und rechtssinnigen Kreisläufen mit gleichem Radius der Kreise auf, die entweder durch ein zeitlich konstantes und hohes Drehmoment bedingt sein müssen, oder aber durch einen sehr hohen Drehmomentspuls, der bewirkt, daß das Tier so lange mit maximaler Drehgeschwindigkeit kreiselt, bis durch Abklingen des Pulses eine Abhängigkeit zwischen Drehmoment und Drehgeschwindigkeit erreicht wird. Zwischen diesen beiden Möglichkeiten kann bisher nicht entschieden werden, da der Ausgang des anemorezeptiven Systems selbst einer Funktion der Positionen des Tieres bezogen auf die Windrichtung über eine zurückliegende Zeitspanne zu entsprechen scheint (siehe Absatz 4). Gegenüber den reinen Windversuchen bei gleicher Windgeschwindigkeit scheint die Häufigkeit des Auftretens von Suchphasen bei Duftstoffbeimischung reduziert zu sein, was auch in einer Abnahme des gleichverteilten Anteils im Winkelhistogramm (Abb. 18) zum Ausdruck kommt.

Amputation einer Antenne führte zu einer augenfälligen Änderung der Laufspuren. Permanentes Kreisel mit einem Drehmoment zur intakten Seite hin trat nicht auf. Tropotaxis ist offenbar nicht vorherrschend.^x Abb. 22 zeigt für drei Tiere die Laufspuren vor und nach der Amputation der rechten (bei zwei Tieren) bzw. der linken Antenne (bei einem Tier). Während die Läufe der zwei-antennigen Tiere keine alternierenden Laufwinkel erkennen lassen, treten nach der Amputation in allen Fällen zwei deutliche alternierende bevorzugte Laufwinkel auf. Die Laufstücke mit Abweichungen des Laufwinkels zur intakten Seite der Tiere hin unterscheiden sich deutlich von denen zur amputierten Seite. Die Stetigkeit der Laufstücke mit Abweichungen zur intakten Seite hin ist vergleichbar mit der Stetigkeit der Laufspur des intakten Tieres. Die Stetigkeit der Laufstücke mit Abweichungen zur amputierten Seite hin ist jedoch reduziert; der Lauf hat eine Arkadenstruktur, wie sie auch in zwei Fällen bei intakten Tieren gefunden wurde. Besonders deutlich ist sie in Abb. 23 für ein

^x In einer separaten Versuchsreihe zeigte sich, daß die Tiere wie auch z.B. *Trichoplusia ni* (Shorey & Farkas, 1973) in der Lage sind, in Abwesenheit von Wind, Duftspuren auf Filterpapier mit typischen tropotaktischen Reaktionen (Lindauer & Martin, 1963; Martin, 1964; Hangartner, 1967) zu folgen.

Tier, dessen linke Antenne amputiert wurde, zu erkennen: nach links gerichtete Drehmomentspulse mit nachfolgender langsamer Rückdrehung, die in diesem Fall das Tier über die O^0 -Windrichtung hinaus zur intakten Seite hin orientiert, treten in fortlaufender Serie auf.

Das anemotaktisch bedingte Drehmoment, das zu einer Gegenwindorientierung des Tieres führt, und das durch die einseitige Antennenamputation zur intakten Seite des Tieres hin gerichtete tropotaktisch bedingte Drehmoment, bewirken bei den zur intakten Seite hin gerichteten Laufstücken gegensinnige Drehmomente, die sich im eingeregelter Zustand kompensieren. Spontan auftretende Drehmomentspulse nach rechts werden bei links amputierten Tieren offenbar gut ausgeglichen oder durch das Fehlen der linken Antenne garnicht erst erzeugt. Bei den zur amputierten Seite hin gerichteten Laufstücken sind demgegenüber die zwei Drehmomente gleichsinnig und müssen durch eine dritte Größe kompensiert werden. Dies können links gerichtete Drehmomentspulse sein, wofür auch die Arkadenstruktur dieser Abschnitte spricht. Da bei diesen Laufabschnitten die intakte Antenne annähernd in Gegenwindrichtung zeigt und die zweite Antenne fehlt, ist das windrichtungsabhängige Drehmoment sehr gering, so daß Drehmomentspulse in Richtung der amputierten Seite nur sehr schlecht ausgeglichen werden können und folglich größere Änderungen des Laufrichtungswinkels auftreten.

3.2. Inhomogenes Duftfeld: Wahlvermögen zwischen lockstofffreien und lockstoffbeladenen Luftströmungen

Abb. 24 gibt Beispiele für Läufe, die bei einer Duftstoffkonzentration von $0,5 \mu g$ Disparlur auf der Quelle (Windgeschwindigkeit $0,4 \text{ m/sec}$) und periodischem Wechsel des duftstoffbeladenen Kanals (die Nadeln in den Registrierungen geben den Zeitpunkt des Wechsels an) registriert wurden. Die Periodendauer betrug 100 sec (50 sec/Kanal), ein Versuch umfasste 10 Perioden (20 Wechsel).

Die Laufspuren sind deutlich zum duftstoffbelegten Kanal hin ausgerichtet. Wechsel des duftstoffbelegten Kanals führte häufig unmittelbar zu einer entsprechenden Neuorientierung der Tiere, wobei die neue Laufrichtung über den kleineren Winkel - ohne Volldrehung -

eingestellt wurde. In zahlreichen Fällen löste jedoch die momentane Abnahme der Duftstoffkonzentration während der Wechsel zunächst eine Suchphase aus, bevor die Richtung zum neuen, duftstoffbelegten Kanal hin wiedergefunden wurde (Abb. 24, Pfeile)^x; daneben treten auch die beschriebenen spontanen Drehmomentspulse auf, die einen Arkadenlauf bedingen (Abb. 24, Lauf LW 45).

Die Orientierung zum lockstoffbelegten Kanal hin ist folgendermassen denkbar:

Bei exakter Gegenwindorientierung erhält nur eine Antenne den Duftstoff, so daß eine tropotaktische Komponente das Tier zum lockstoffbelegten Kanal hin dreht, wodurch beide Antennen Duftstoff erhalten. Das Windsignal wirkt jedoch der Tropotaxis entgegen (O^0 -symmetrische Verteilungen bezüglich der Windrichtung im homogenen Duftfeld), wodurch das Tier wieder in die Gegenwindrichtung ausgerichtet wird. Das Resultat ist ein Kompromißwinkel zum duftstoffbelegten Kanal hin. Daneben scheint jedoch zusätzlich eine klinotaktische Komponente vorhanden zu sein, da während der Läufe ein permanentes höherfrequentes seitliches Pendeln, das auch in den Versuchen mit duftstofffreiem Wind und im homogenen Duftfeld erfolgte, beobachtet werden konnte - es ist in den registrierten Laufspuren nicht auflösbar -.

Die Sicherheit mit der der duftstoffbeladene Kanal vom duftstofffreien Kanal unterschieden wurde (= Korrelation der Laufrichtung mit der Richtung zum duftstoffbeladenen Kanal) ist von der gebotenen Konzentration abhängig und nimmt mit steigender Konzentration zu (Abb. 25). Entsprechend nimmt auch der mittlere Laufwinkel bezogen auf die O^0 -Windrichtung zu (Abb. 25), da das tropotaktisch bedingte Drehmoment - bei Gegenwindorientierung erhält nur eine Antenne Duftstoff - von der Duftstoff-Konzentration abhängig ist und durch das konstante windrichtungsbedingte Drehmoment kompensiert

^xDie Auslösbarkeit von Suchphasen durch momentane Änderung der Duftstoff-Konzentration konnte auch in einer separaten Versuchsreihe gezeigt werden, in der der Duftstoff zeitlich gepulst geboten wurde.

wird. Stetigkeit der Läufe, sowie Laufgeschwindigkeit der Tiere, sind demgegenüber von der Konzentration unabhängig (Abb. 25).

Bei Amputation einer Antenne änderten sich die Laufspuren in charakteristischer Weise (Abb. 26). Es trat ein von der Reizsituation abhängiger Wechsel zwischen stabilen und instabilen Laufstücken auf. Wurde der Duftstoff auf der Seite der amputierten Antenne geboten, so resultierte ein stabiler Lauf (hohe Stetigkeit) zur Seite des duftstoffbeladenen Kanals hin. Wechselte der Duftstoff zur Seite der intakten Antenne, so resultierte ein instabiler Lauf mit Arkadenstruktur zur Seite des duftstoffbeladenen Kanals hin. Diese Laufabschnitte hatten Arkadenstruktur, wie sie auch für einantennige Tiere im homogenen Duftfeld typisch sind. Jedoch wies hier die mittlere Laufrichtung zur nicht-amputierten Seite hin Arkadenstruktur auf, während die Richtung der Drehmomentspulse in beiden Fällen zur amputierten Seite hin erfolgte (Abb. 26).

4. Die Ergebnisse in regelungstechnischer Sicht

Fragt man nach diesen Ergebnissen, ob eine Übereinstimmung der anemotaktischen Wirkungsgefüge bei Bombyx und Lymantria besteht, so ist die Antwort ein klares "Nein", wenn eine weitgehende Ähnlichkeit gefordert wird. Die Antwort ist aber unsicher, wenn nur eine prinzipielle Verwandtschaft gefordert wird. Als prinzipiell wird dabei die alternierende Addition von links/rechts Drehtendenzen auf den etwa sinusförmigen Ausgang des anemorezeptiven Systems verstanden, wobei die Umschaltung des Drehsinnes durch sinkende Duftstoff-Konzentration oder auch spontan erfolgt.

Die für Bombyx typischen windaufwärts gerichteten Zickzackläufe wurden bei Lymantria weder in reiner, noch in pheromonhaltiger Luft beobachtet. Auch eine genaue Analyse der registrierten Läufe brachten keinen Beweis für die Existenz derart gemusterter Drehtendenzen. Die untersuchten Laufspuren lassen allerdings unter gewissen Annahmen dennoch eine prinzipielle Verwandtschaft erkennen.

Die anemotaktische Orientierung von Lymantria dispar läßt sich mit Hilfe des Bombyx-Modells erklären, sofern das Bombyx-Modell durch die folgenden sechs Punkte modifiziert wird. Punkt 1 - 4 sind direkte Folgerungen aus den Versuchsergebnissen, während Punkt 5 und 6 Annahmen sind, die für biologische Systeme allgemein zutreffen.

1. Neben dem Zustand mit Links- oder Rechts-Tendenz gibt es einen neutralen Zustand. Dieser Zustand ist zumindest in duftstofffreier Luft vorherrschend.
2. Die Drehtendenzen haben nie oder nur sehr selten ausgesprochenen Flip-Flop Charakter, sondern streben nach sprunghaftem Anstieg langsam wieder gegen Null (Drehmomentspulse).
3. Aufeinander folgende Drehmomentspulse sind nicht notwendigerweise wechselsinnig. Es können auch Serien gleichsinniger Drehtendenzsprünge auftreten.
4. Zugabe von Pheromon steigert die Häufigkeit von Drehmomentspulsen. Entfernung einer Antenne erhöht die Häufigkeit von Drehmomentspulsen zur amputierten Seite hin stark.

5. Der Ausgang des anemorezeptiven Systems entspricht nicht der momentanen Reizsituation, sondern ist in einer Funktion der Positionen bezogen auf die Windrichtung über eine zurückliegende Zeitspanne, entsprechend der Charakteristik eines Tiefpassfilters, repräsentiert.
6. Das anemorezeptive System ist mit Messunsicherheiten (Rauschen) behaftet.

Computersimulationen dieser Vorstellung ergaben Laufspuren, die alle wesentlichen Details der Originalspuren aufwiesen.

1. Anemotaxis ohne Pheromon:

- a. Das System erzeugt keine Drehtendenz. Dies ist in den registrierten Originalläufen während des größten Teils der Zeit gegeben. Das Tier bewegt sich windaufwärts. Da die Steilheit der Kennlinie abhängig von der Windstärke ist, wird der Lauf bei schwelennahen Windstärken aufgrund der Messunsicherheit weniger streng positiv anemotaktisch.
- b. Das System erzeugt Drehmomentpulse der beschriebenen Art. Diese führen bei guter augenblicklicher Repräsentation der Windrichtung durch die Zeitfunktion des anemorezeptiven Systems - zu einem gegebenen Zeitpunkt vorliegende Verteilung der Erregung der Rezeptoren - zu einer plötzlichen und starken Kursabweichung, aus der das System nur allmählich aufgrund der fallenden Stärke der Drehtendenz zur positiven Anemotaxis zurückkehrt. Bei schlechter Repräsentation führen die Drehmomentpulse aber zu einer Volldrehung, die ihrerseits die Repräsentation weiter verschlechtert, so daß das System bei Abklingen des Drehmomentpulses unorientiert ist und aufgrund des Systemrauschens "Suchbewegungen" am Ort ausführt. Die Richtungsänderungen werden dadurch mehr und mehr durch Störungen und eventuell vorhandene kleine Drehtendenzen bestimmt, bis die Information über die Windrichtung völlig "vergessen" ist. Die Information über die Windrichtung wird während Zeitspannen mit zufällig kleinen Störungen wieder erfaßt. In den

Mittelwertsspeichern kann sich wieder ein hinreichend großes Signal entwickeln, das zur Stabilisierung des Laufes ausreicht. Es zeigte sich bei den Simulationen, daß bei Annahme eines starken Systemrauschens solche Suchphasen auch "spontan" auftreten können, nämlich immer dann, wenn nach einer Serie von zufällig besonders großen Störungen der Wert der Zeitfunktion gegen Null strebt.

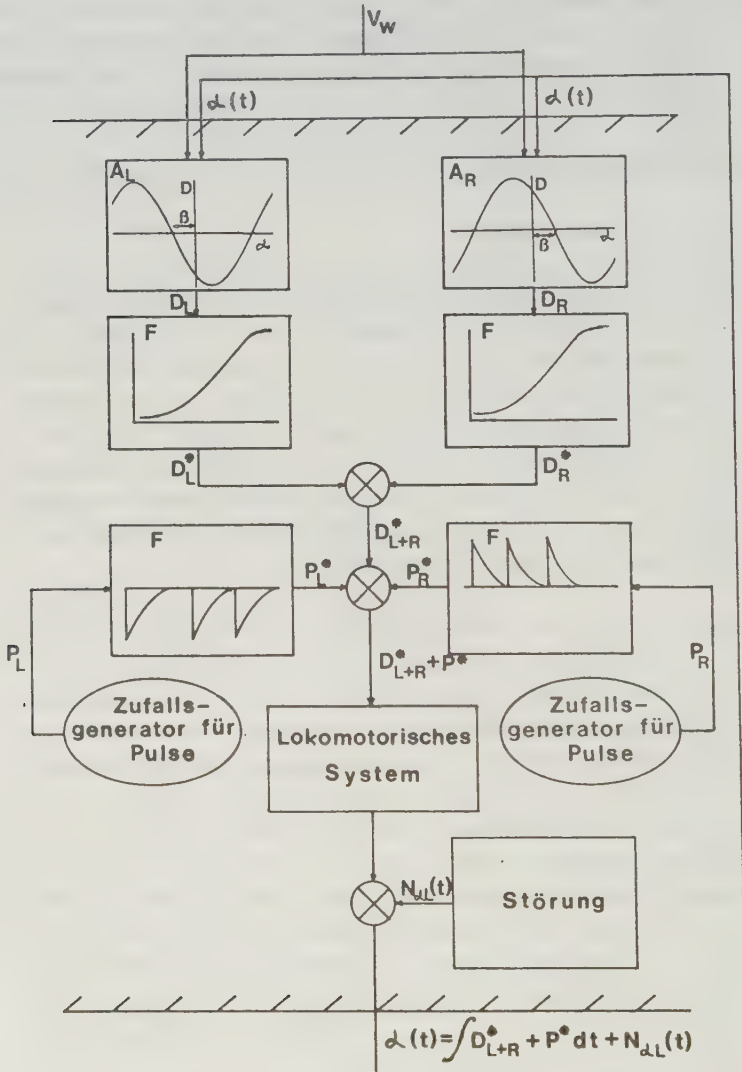
2. Anemotaxis mit Pheromon:

Das System erzeugt häufig Drehmomentspulse, die zu aufeinanderfolgenden Arkaden und Suchphasen führen. Dabei können Serien gleichsinniger Arkaden die erwähnte alternierende Menotaxis vortäuschen. In den wirklichen Läufen treten bei Anwesenheit von Pheromon die Suchphasen gegenüber den Arkaden viel seltener auf als das Modell erwarten läßt. Dies ist nur zu erklären, wenn das Pheromon das Windsignal selbst oder dessen zentrale Bewertung modifiziert. (Eine Präzisierung dieser Aussage läßt das vorliegende Versuchsmaterial nicht zu).

3. Anemotaxis mit Pheromon und nur einer Antenne:

Erzeugt das System Drehmomentspulse zur intakten Seite, so resultiert aufgrund der reduzierten Amplitude der anemorezeptiven Kennlinie und der tropotaktischen Komponente eine weit ausholende Arkade mit kleiner Krümmung und geringer Wiederholungswahrscheinlichkeit. Bei Drehmomentspulsen zur amputierten Seite hin resultiert aufgrund der hohen Wiederholungswahrscheinlichkeit eine Sequenz kleiner Arkaden, deren mittlere Richtung zur amputierten Seite hinweist. Die größere Krümmung dieser Arkaden entsteht dadurch, daß anemotaktisches und tropotaktisches Drehmoment im Gegensatz zum erstgenannten Fall gleichgerichtet sind.

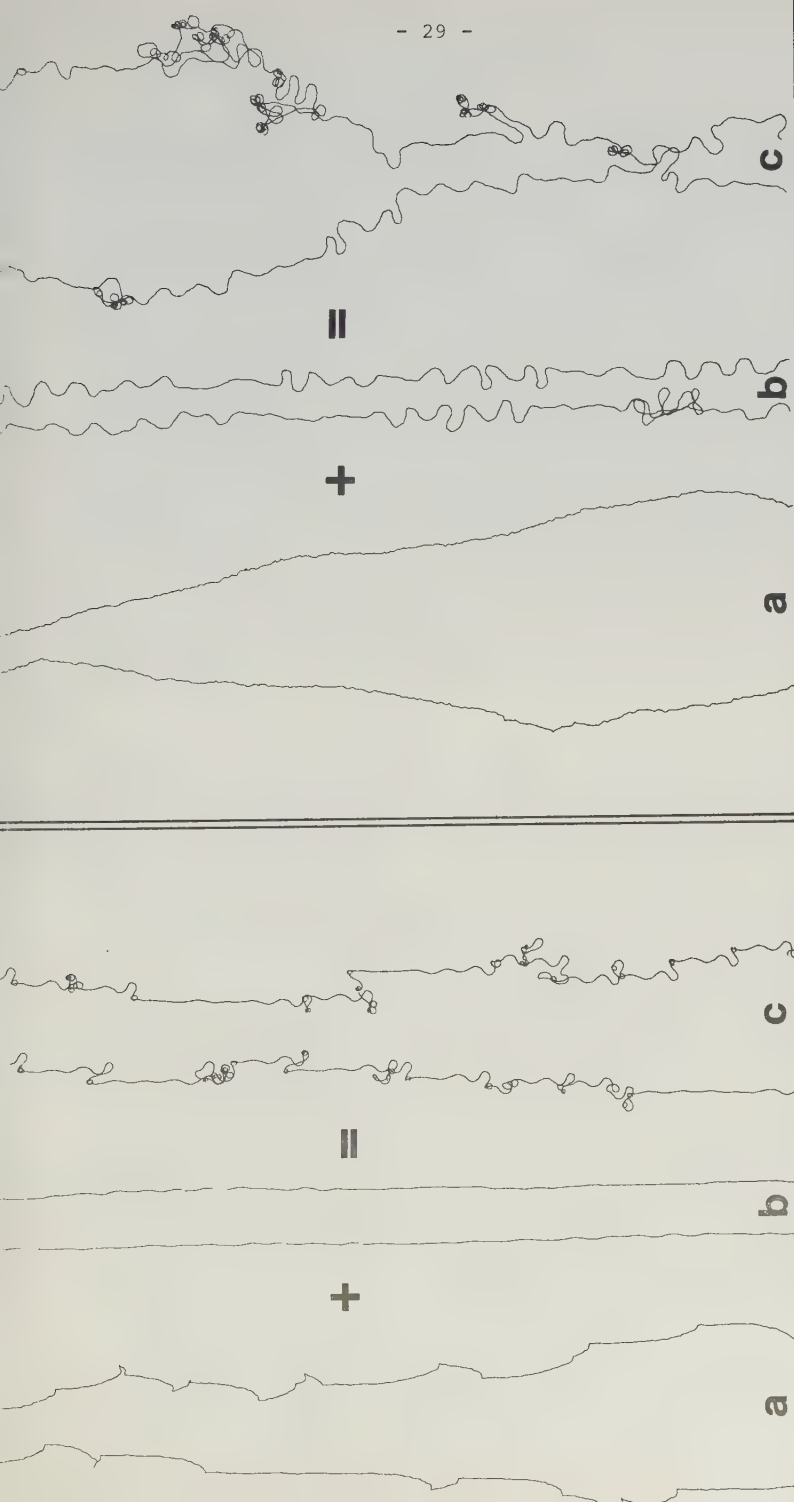
Beschreibung der Ergebnisse der Windorientierung
mit Hilfe eines Wirkungsgefüges.



A_L , bzw. A_R : linke, bzw. rechte Antenne; $\alpha(t)$: Windrichtung bezogen auf die Körperlängsachse zum Zeitpunkt t ; D = Drehmoment mit etwa sinusförmig von α abhängiger Charakteristik

$$D = -\sin[(\alpha(t) + \beta) + N_{\alpha}(t)] \times f(v_W);$$

$N_{\alpha}(t)$: Winkelrauschen des anemorezeptiven Organs; D^* : tiefpassgefiltertes Drehmoment; P = Drehmomentspulse zufälliger Sequenz und Polarität; P^* : tiefpassgefilterte Drehmomentspulse mit langer Abklingzeit; β : Lage des Drehmoment-Nullpunkts bezüglich der Körperlängsachse; F = Filter mit Tiefpasscharakteristik; $N_{\alpha L}(t)$: Störungen des lokomotorischen Systems; v_W : Windgeschwindigkeit.



Verhalten des Wirkungsgefüges (Computer-Simulationen). Bei geeigneter Wahl der Parameter entstehen "Läufe" mit allen Eigenschaften, wie sie für die Originalläufe von Lymantria dispar charakteristisch sind.

Bei sonst gleichen (unkritischen) Parametern:

in a) sehr kleine Zeitkonstante der Antennenfilter; mit Pulsen
 in b) große Zeitkonstante der Antennenfilter; ohne Pulse
 in c) große Zeitkonstante der Antennenfilter; mit Pulsen

Kombination der Bedingungen von Lauf a und Lauf b ergibt Lauf c.

5. Anemotaxis bei *Lymantria* im Vergleich zur Anemotaxis bei anderen Insekten

Laufspuren, die eine mit den hier dargestellten Laufspuren von *Lymantria dispar* ähnliche Musterung in Phasen mit hoher Stetigkeit und Suchphasen aufwiesen, konnten von Bell & Kramer (1979) in Versuchen mit Schaben (*Blattella germanica*, *Periplaneta americana* und *Blaberus craniifer*) registriert werden. Eine Analyse, wie sie mit den Laufspuren von *Lymantria* durchgeführt wurde, erfolgte jedoch in den Schabenversuchen nicht: Diese Versuche wurden dahingehend interpretiert, daß den Suchphasen ein, von den gegenwindorientierten Phasen unabhängiges Suchverhalten im Sinne von Jander (1975) zugrund liegt. Danach entspricht das Suchverhalten einer "Objektorientierung", in der der Laufweg des Tieres nicht durch die Lokalisation des gesuchten Objekts bestimmt ist. Die Funktion eines solchen Suchverhaltens ist in der Erhöhung der Wahrscheinlichkeit zu sehen, das Objekt zu treffen. Es ergeben sich zwei Komponenten des Suchverhaltens:

1. Gebiete werden durchlaufen, wobei das Tier ohne externe richtende Reize eine möglichst große Strecke zurücklegt und dabei die Wahrscheinlichkeit gering hält, Areale mehrmals zu durchlaufen.
2. Lokales Suchen erfolgt, wobei das Tier ein relativ kleines Gebiet absucht, nach dem es einen externen Reiz erhält, der ihm zwar keine hinreichende Richtungsinformation vermittelt, jedoch die Nähe des gesuchten Objekts vermuten läßt.

Die Ähnlichkeit der Laufspuren von *Lymantria* mit denen von Schaben lassen vermuten, daß der für *Lymantria* beschriebene Mechanismus der Gegenwindorientierung in duftstofffreien und duftstoffhaltigen Luftströmen nicht auf dieses Versuchstier beschränkt ist, sondern eine weiterreichende Verbreitung bei Insekten besitzt. Danach alternieren Laufphasen mit hoher Stetigkeit und Suchphasen nicht aufgrund eines tierinternen Umschaltens zwischen zwei Verhaltensweisen, sondern ergeben sich notwendigerweise aufgrund ein und desselben Algorithmus in Abhängigkeit von der Reizsituation.

Der Orientierungsmechanismus, der den Läufen von *Bombyx mori* in homogenen Duftfeldern zugrunde liegt, beinhaltet als wesentliches Element das vorzeichenmäßige Umschalten einer konstanten Eigendreh-tendenz mit Flip-Flop-Charakter (mit elektrophysiologischer Methode für *Bombyx mori* nachgewiesen durch R. Olberg (pers. Mitt.)). Der Orientierungsmechanismus, der bei *Lymantria dispar* im Lauf unter diesen Versuchsbedingungen (und bei Schaben) verwirklicht zu sein scheint, beinhaltet als wesentliches Element das Auftreten von Drehmomentspulsen mit unvollständigem Flip-Flop-Charakter. Dieser Orientierungsmechanismus könnte als Zwischenglied zwischen der, direkt auf den Reiz ausgerichteten Grundorientierung und der, in einem betragsmäßig konstanten Winkel zum Reiz ausgerichteten, menotaktischen Orientierung (entsprechend *Bombyx*) gesehen werden.

IV. Abbildungen zu den Versuchen mit laufenden Faltern auf dem Laufkompensator

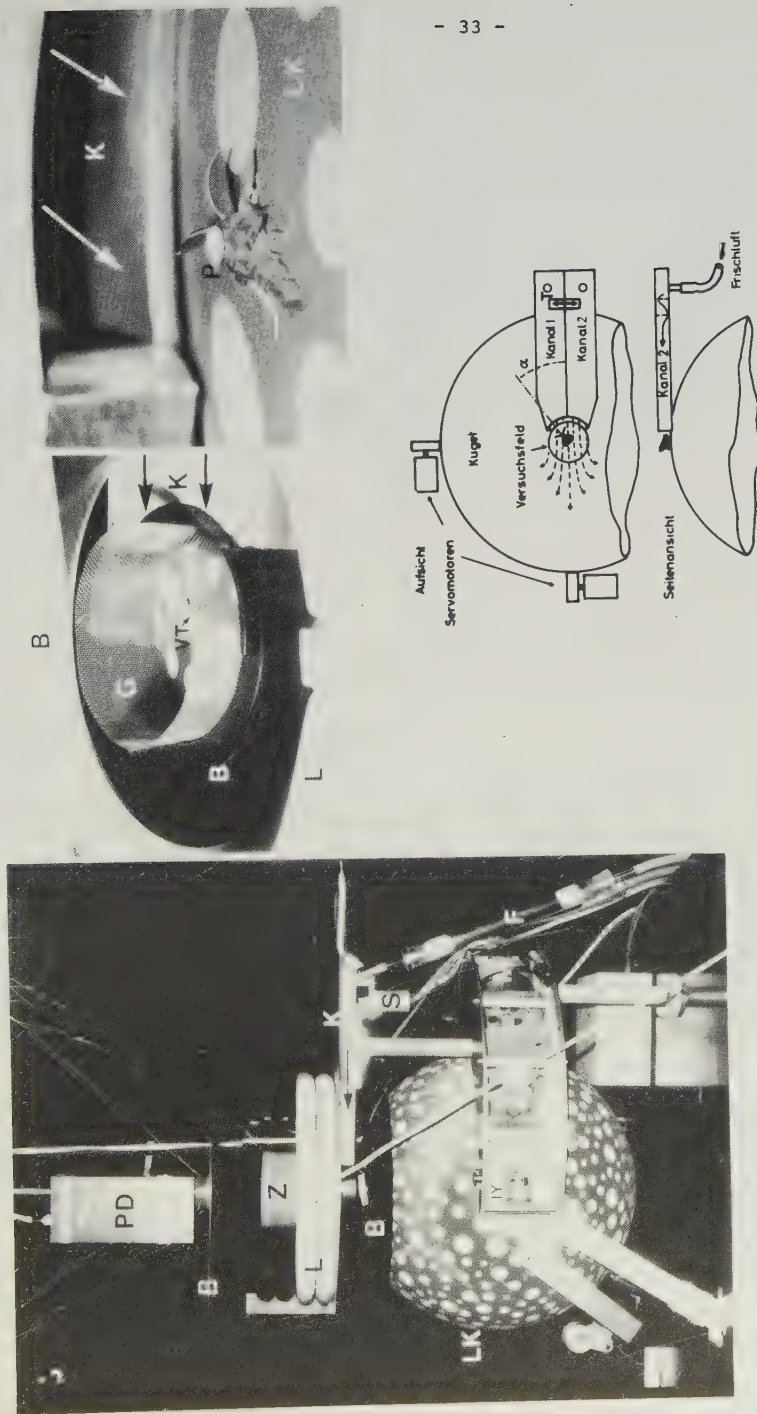


Abb. 1 Laufkompensator ("Kramer-Kugel"); B = visuelle Blende; F = Aktivkohlefilter; G = Metallgitter innerhalb des opaken Zylinders, verdeckt optisch weitgehend die Ausströmöffnung; LY = Impulsgeber für Y-Richtung; K = Kanäle für Luftzufuhr mit Einrichtung zur Beimischung von Duftstoff; L = Ringleuchten; LK = Laufkugel; M = Servomotor mit Antriebsrad; P = Retroreflektierende Plättchen auf dem Thorax; PD = Positionsdetektor; S = Schrittmotor zur Positionierung des Duftstoffträgers; T = Duftstoffträger; VT = Versuchsträger, Flügel amputiert; Z = opaker Zylinder; α = Laufwinkel zur Windrichtung.

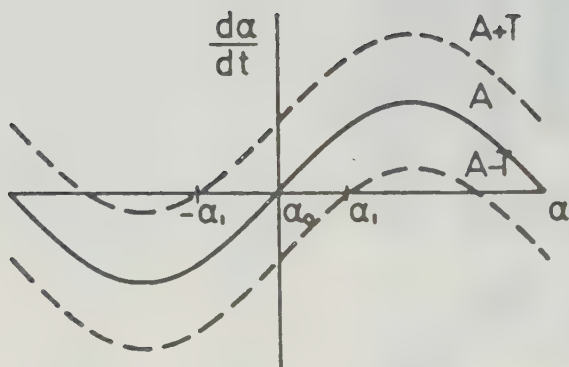


Abb. 2 "Bombyx-Modell" der menotaktischen Orientierung im homogenen Duftfeld (aus Kramer, 1975). Winkelgeschwindigkeit als Funktion von α .

α = aktueller Winkel zwischen Tier- und Reizrichtung. A = Ausgang des Systems, das die Reizrichtung bestimmt; $A = f(\sin \alpha)$. T = additive Konstante; sie verschiebt den stabilen Punkt α_0 nach α_1 bzw. $-\alpha_1$, wodurch menotaktische Winkel erzeugt werden.

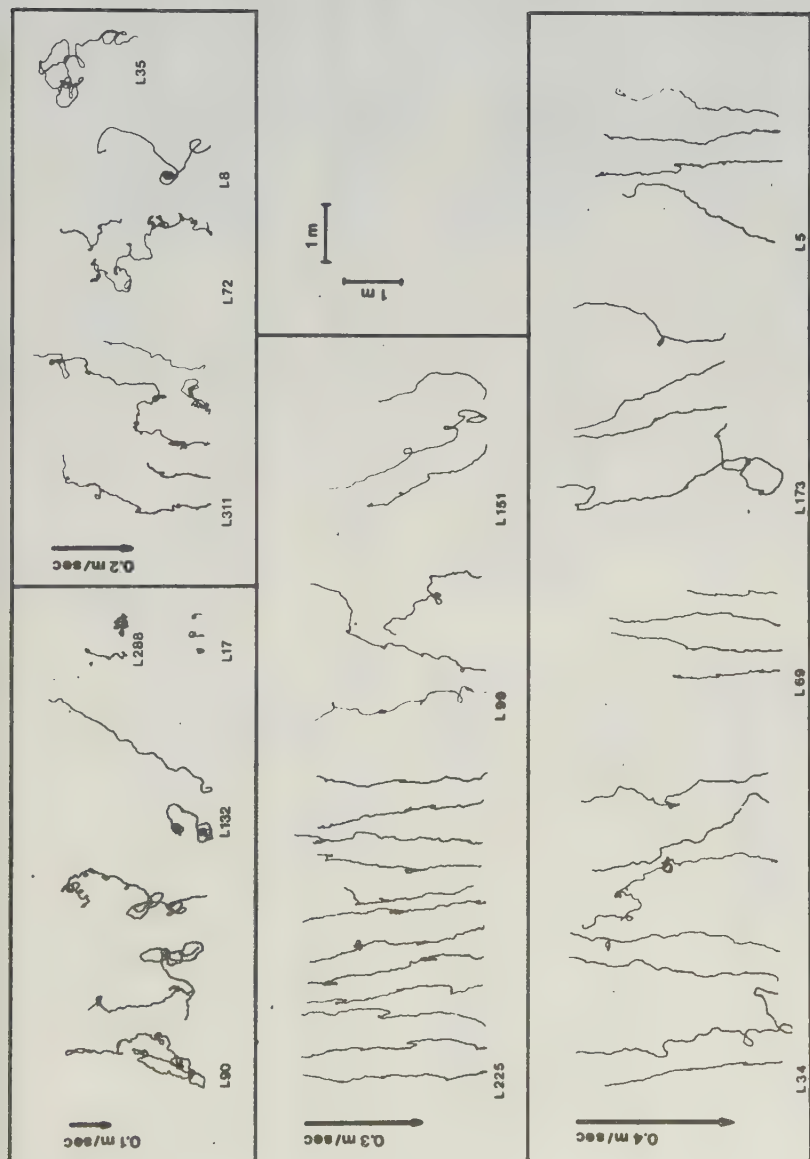


Abb. 3 Laufspuren bei anemotaktischer Orientierung in Luftströmungen von 0,1; 0,2; 0,3; 0,4 m/sec. Alle Läufe sind windaufwärts gerichtet.



Abb. 4 Häufigkeit N der Winkel α zwischen den 1sec-Laufvektoren und der Windrichtung (0°). Einfluß unterschiedlicher Auswertemethoden:

- a) Originallauf
- b) Lauf über jeweils 4 benachbarte Vektoren geglättet
- c) Lauf wie (b) geglättet und gewichtet: Grad der Wichtung der Vektoren in Abhängigkeit von der Winkeländerung zwischen den 4 benachbarten Vektoren.

Abb. 5 Häufigkeit N der Winkel α zwischen den 1sec-Laufvektoren und der Windrichtung (0°).

Summenhistogramme der Läufe von jeweils einem Tier bei gleicher Windgeschwindigkeit.



Abb. 6 Häufigkeit N der Winkel α zwischen den 1 sec-Laufvektoren und der Windrichtung (0°) bei verschiedenen Windstärken (0,1-0,4 m/sec).
Summenhistogramme der Läufe aller Tiere bei gleicher Windgeschwindigkeit (max. 3 Läufe à 100 sec/Tier einbezogen).

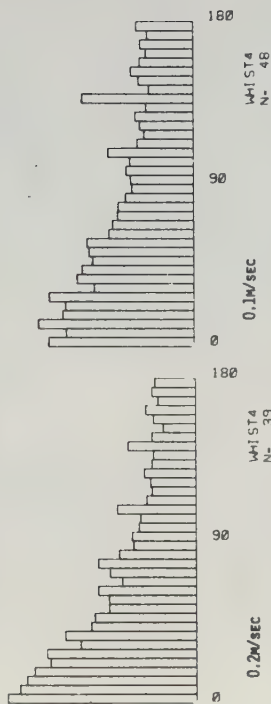
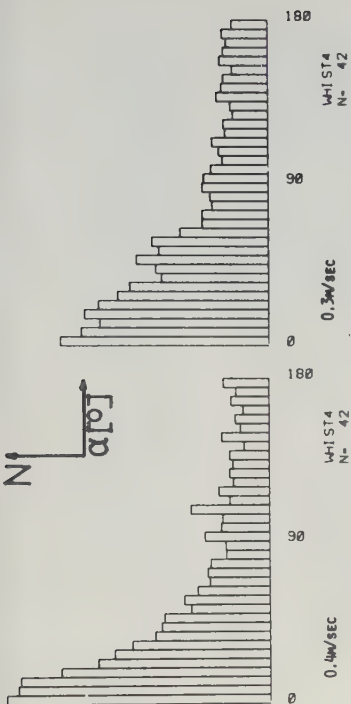


Abb. 7 Häufigkeit N der Winkel α (Absolutwert) zwischen den 1 sec-Laufvektoren und dem mittleren Kurs (0°) bei verschiedenen Windgeschwindigkeiten (0,1-0,4 m/sec).

Summenhistogramme der Läufe aller Tiere bei gleicher Windgeschwindigkeit (je 3 Läufe à 100 sec/Tier einbezogen).

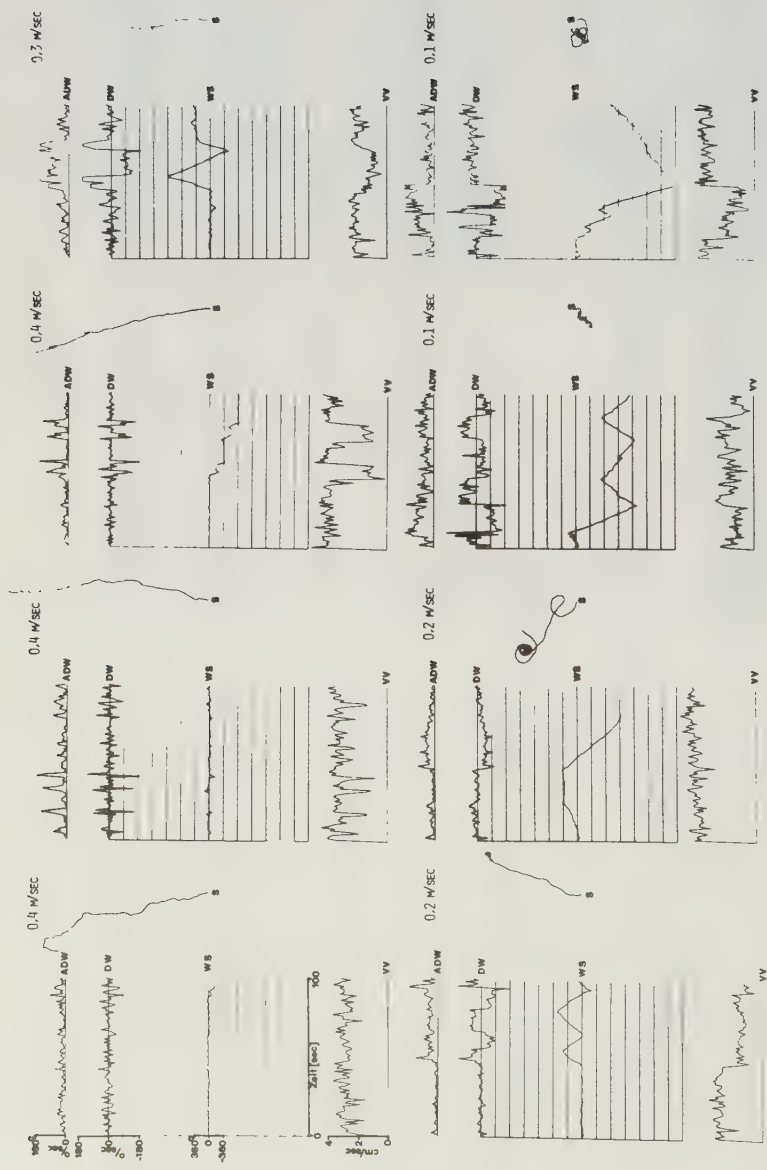


Abb. 8 Analyse von verschiedenen 100 sec-Einzelläufen: Zusammenhang zwischen Bahngeschwindigkeit (VV), Winkelgeschwindigkeit (vorzeichenrichtig: DW und absolut: ADW) und dem Integral der Winkelgeschwindigkeit (WS; eine Vollerhebung des Tieres äußert sich in dieser Darstellung im Übergang zwischen zwei Parallelen) mit zugehöriger Originalspur (S = Startpunkt).

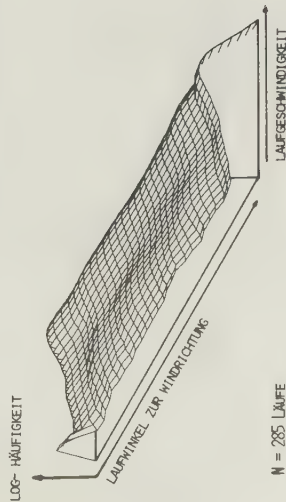
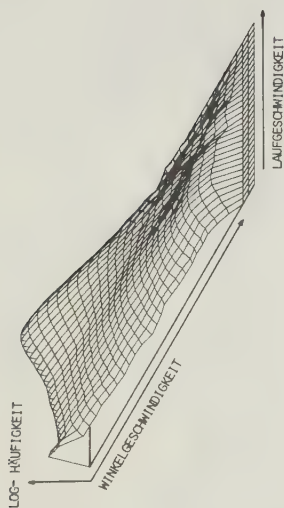


Abb. 9 Zusammenhang zwischen Laufgeschwindigkeit und Winkelgeschwindigkeit, bzw. Laufwinkel zur Windrichtung; aufgetragenen ist der Logarithmus der Häufigkeiten.

Zusammengefaßt sind alle Läufe bei allen Windgeschwindigkeiten; Die Laufgeschwindigkeit wurde für jeden Einzellauf auf den Mittelwert aus den 10 Spitzenwerten normiert.

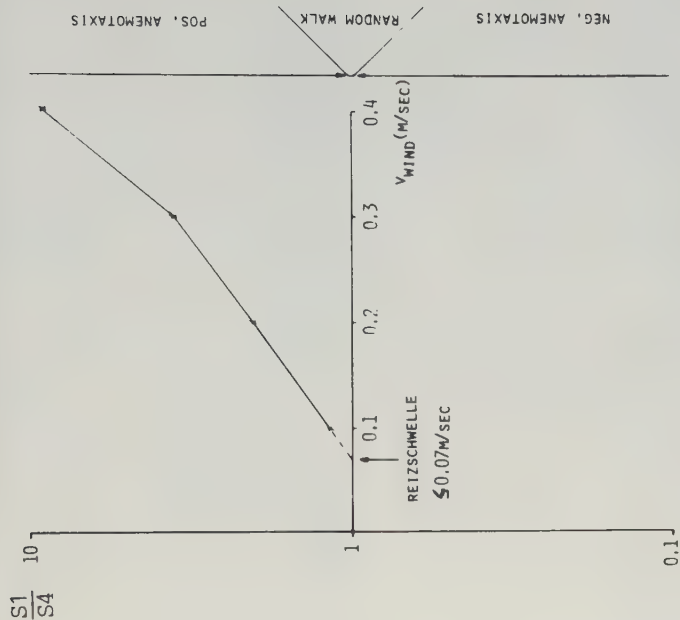


Abb. 10 Verhältnis der Anzahl der Vektoren im windzugewandten 60°-Sektor (S1) zur Anzahl der Vektoren im windabgewandten 60°-Sektor (S4) in Abhängigkeit von der Windgeschwindigkeit.

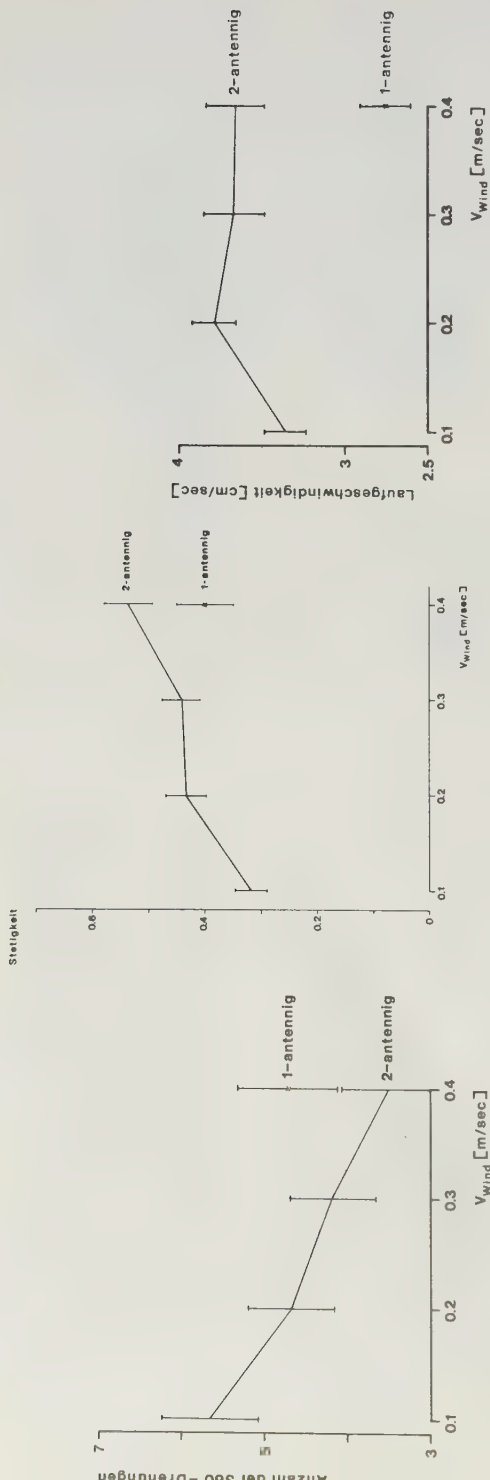


Abb. 11 Anzahl der 360°-Drehungen während der 100sec-Läufe zweiantenniger Tiere in Abhängigkeit von der Windgeschwindigkeit und Zunahme der Anzahl der 360°-Drehungen durch Amputation einer Antenne.

Abb. 12 Stetigkeit der Läufe zweiantenniger Tiere in Abhängigkeit von der Windgeschwindigkeit und Reduktion der Stetigkeit durch Amputation einer Antenne.

Stetigkeit = Verhältnis der Länge des Vektors zwischen Start- und Endpunkt eines Laufes und tatsächlicher Weglänge.

Abb. 13 Laufgeschwindigkeit zweiantenniger Tiere in Abhängigkeit von der Windgeschwindigkeit und Reduktion der Laufgeschwindigkeit durch Amputation einer Antenne.

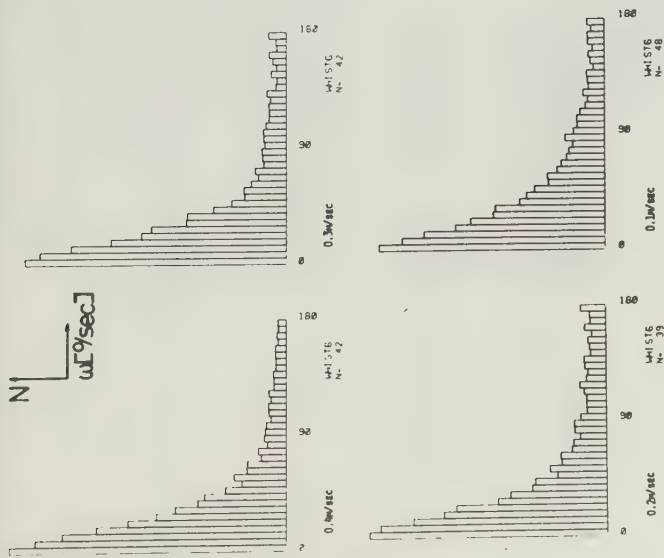


Abb. 14 Häufigkeit N der Winkelgeschwindigkeiten $|W|$ (= Winkel differenzen aufeinanderfolgender 1sec-Laufvektoren bei unterschiedlichen Windgeschwindigkeiten (0,1-0,4 m/sec)).

Summenhistogramme der Läufe aller Tiere bei gleicher Windgeschwindigkeit (je 3 Läufe à 100 sec/Tier einbezogen).

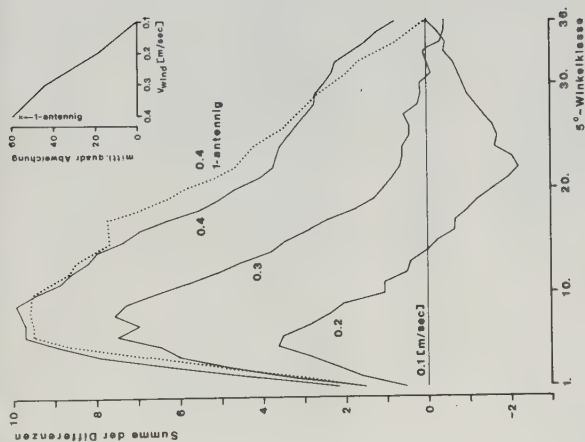


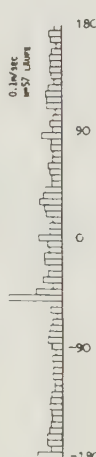
Abb. 15 Summe der Differenzen zwischen den Klasseninhalten der Histogramme von Abb. 14 bei Windgeschwindigkeiten von 0,2; 0,3; 0,4 m/sec und den entsprechenden Klasseninhalten bei der Windgeschwindigkeit von 0,1 m/sec. Oben rechts: mittlere quadratische Abweichung der Differenzensummen von Null in Abhängigkeit von der Konzentration.

Die Darstellung verdeutlicht die Verringerung der mittleren Winkelgeschwindigkeiten bei höheren Windgeschwindigkeiten und daß die Amputation einer Antenne die mittlere Winkelgeschwindigkeit nicht signifikant beeinflusst.

1-antennig; 0.4 m/sec



2-antennig



WINKEL DES MITTLEREN LAUFVEKTORS
VORZEICHENSTEST D. MITTL. LAUFVEKTORS

$15.8^\circ \pm 10.9^\circ$ ($n=41$)
 $-29.6^\circ \pm 24.0^\circ$ ($n=17$)
($p \approx 0.05$)

17 : 24
11 : 6

BEVORZUGTE DREHRICHTUNG
(KORRIGIERT NACH MITTL. LAUFVEKTOR)

13 : 12 : 16
10 : 1 : 6
 $\approx 1 : 1.23$
 $\approx 1.66 : 1$

WINKELSUMME NACH 100 SEC LAUF
IN EINHEITEN VON 360°

2.5 ± 0.7 ; 3.73 ± 0.96
 $\approx 1 : 1.49$
($p > 0.05$)

(NUR TIERE MIT BEVORZUGTER DREH-
RICHTUNG)

4.2 ± 1.3 ; 4.5 ± 1.8
 $\approx 1 : 1.07$

Tab. 1 Einfluß der Antennen-Amputation auf die mittlere Laufrichtung und die Drehtendenz.

Abb. 16 Häufigkeit N der Winkel α zwischen den 1sec-Laufvektoren und der Windrichtung (0°) bei der Windstärke 0,4 m/sec für ein-antennige Tiere. Zum Vergleich sind die entsprechenden Histogramme bei verschiedenen Windstärken (0,1 - 0,4 m/sec) der zwei-antennigen Tiere abgebildet.

Summenhistogramme der Läufe aller Tiere (max. 3 Läufe à 100 sec/Tier einbezogen).

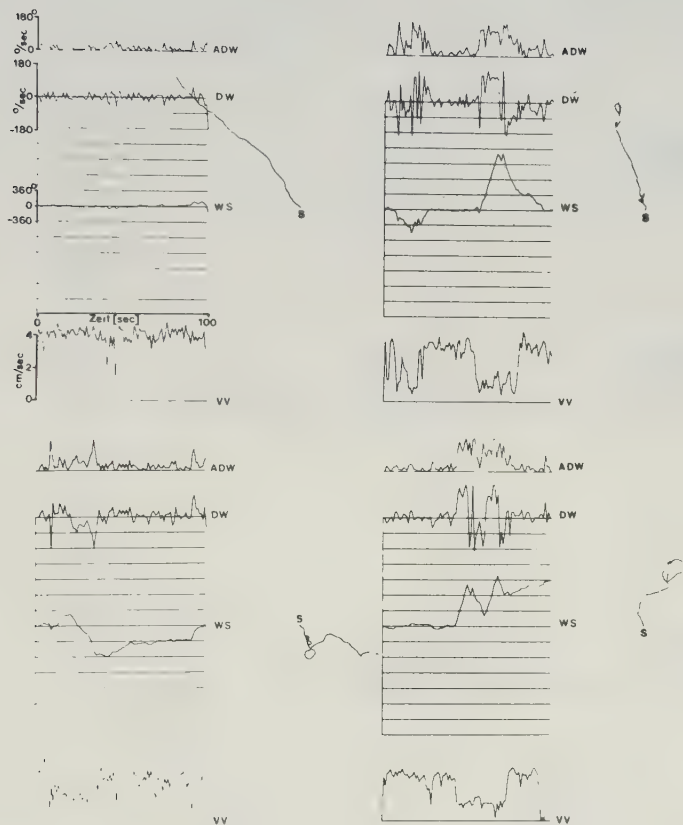


Abb. 17 Darstellung wie Abb. 12, jedoch für ein-antennige Tiere.

0.4 m/sec +

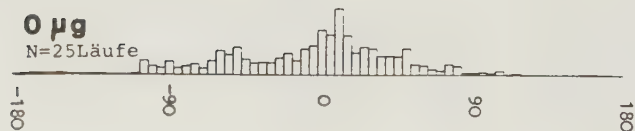
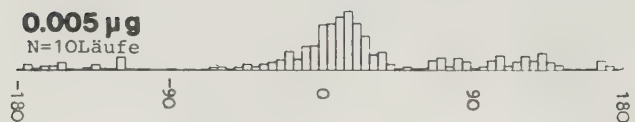
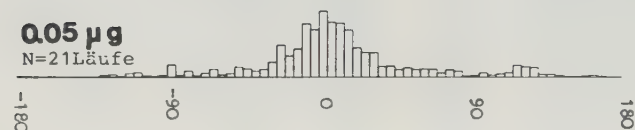


Abb. 18 Häufigkeit N der Winkel α zwischen den 1sec-Laufvektoren und der Windrichtung (0°) bei Beimischung verschiedener Duftstoff-Konzentrationen ($0,005 \mu\text{g}$ - $0,5 \mu\text{g}$). Zum Vergleich ist die entsprechende Verteilung bei duftstofffreiem Wind gleicher Geschwindigkeit abgebildet.

Summenhistogramme der Läufe aller Tiere bei gleicher Konzentration (maximal 3 Läufe $\hat{=}$ 100 sec/Tier einbezogen).

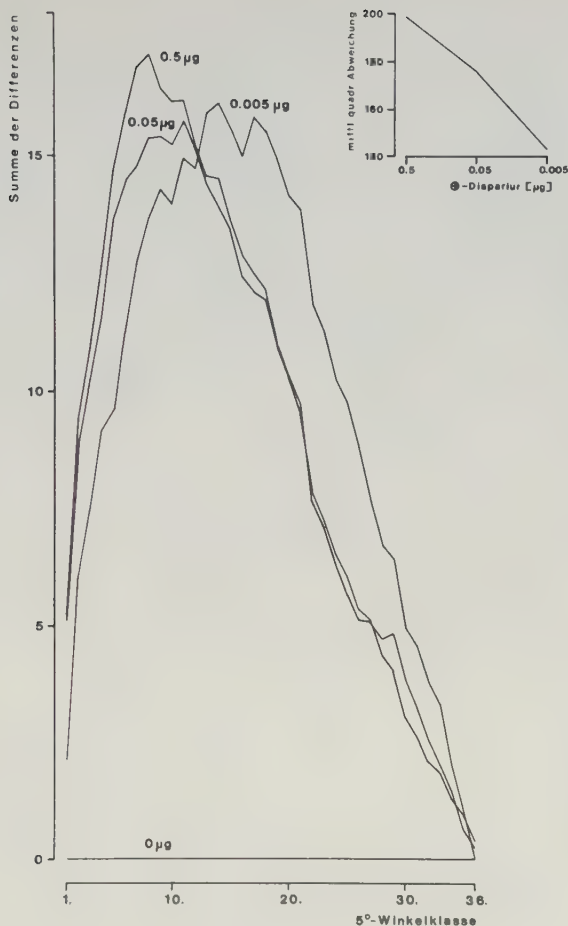


Abb. 19 Histogramme der Häufigkeit N der Winkel zwischen den 1sec-Laufvektoren und der mittleren Laufrichtung (0°) bei der Windgeschwindigkeit von 0,4 m/sec und Beimischung verschiedener Duftstoff-Konzentrationen (0,005 μg - 0,5 μg) wurden erstellt.

Dargestellt ist die Summe der Differenzen zwischen den Klasseninhalten bei duftstoffhaltigem Wind und den entsprechenden Klasseninhalten bei duftstofffreiem Wind gleicher Geschwindigkeit (0,4 m/sec). Oben recht: mittlere quadratische Abweichung der Differenzensummen von 0 in Abhängigkeit von der Konzentration.

Die Darstellung verdeutlicht die sprunghafte Verringerung großer Laufwinkel bezüglich der mittleren Laufrichtung bei Anwesenheit einer schwellennahen Duftstoff-Konzentration und die weitere Verringerung großer Laufwinkel bei höheren Konzentrationen.

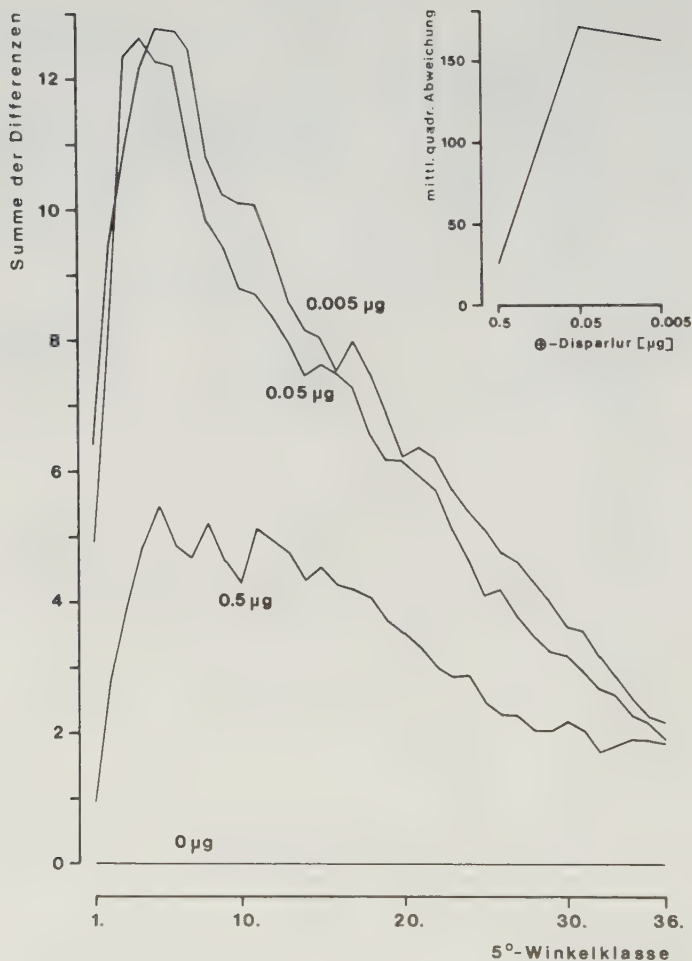


Abb. 20 Darstellung wie Abb. 19, jedoch wurden die Histogramme der Winkelgeschwindigkeiten $|\omega|$ (= Winkeldifferenzen aufeinanderfolgender 1-sec-Laufvektoren) bei der Windgeschwindigkeit von 0,4 m/sec und Beimischung verschiedener Duftstoff-Konzentrationen (0,005 μg - 0,5 μg) ausgewertet.

Die Darstellung verdeutlicht die sprunghafte Verringerung der mittleren Winkelgeschwindigkeit bei Anwesenheit schwelennaher Duftstoffkonzentration (0,005 μg) und die folgende Zunahme bei höheren Konzentrationen.

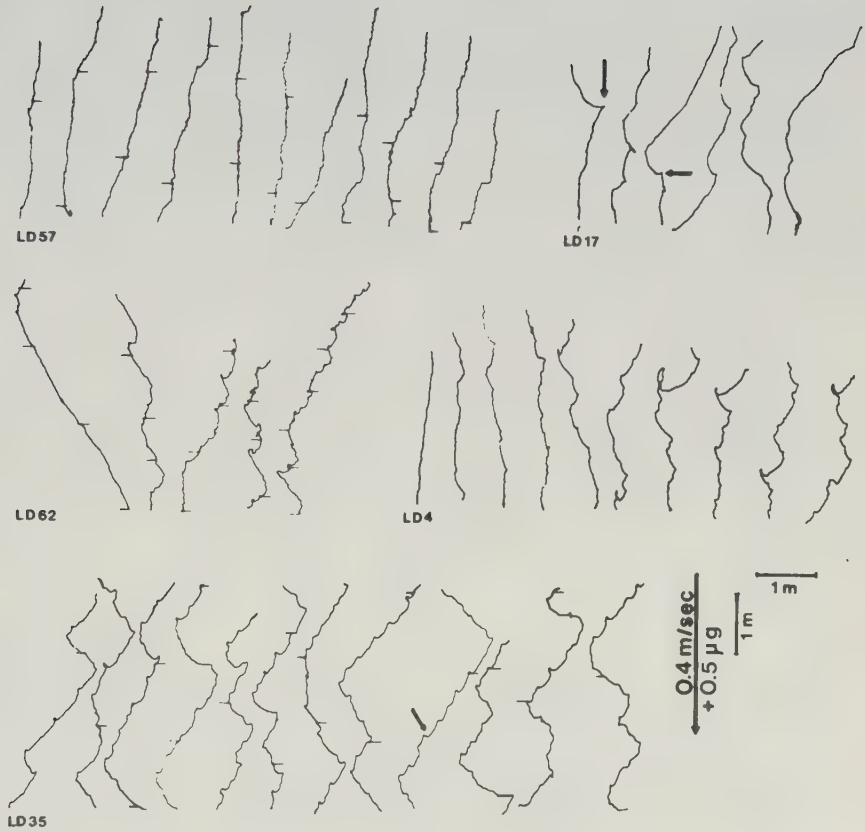


Abb. 21 Laufspuren bei anemotaktischer Orientierung im homogenen Duftfeld (0,4 m/sec; 0,5 µg). Die Pfeile kennzeichnen exemplarisch Änderungen der Laufrichtung, die durch Drehmomentspulse verursacht sind.

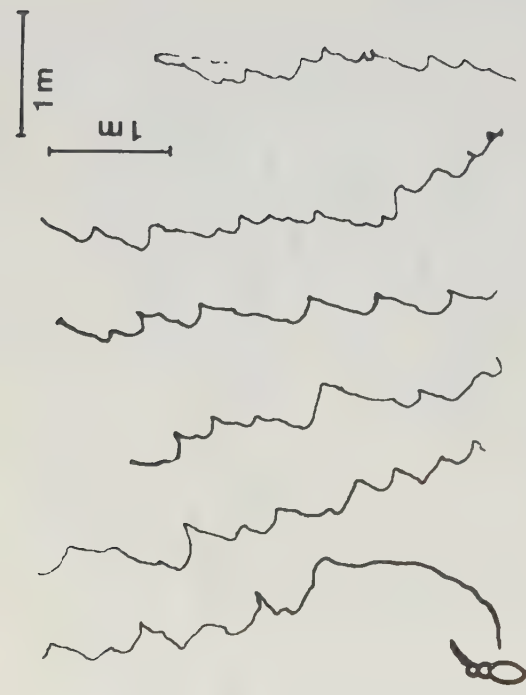


Abb. 23 Laufspur eines ein-antennigen Tieres wie in Abb. 22, jedoch mit besonders ausgeprägter Arkadenstruktur.

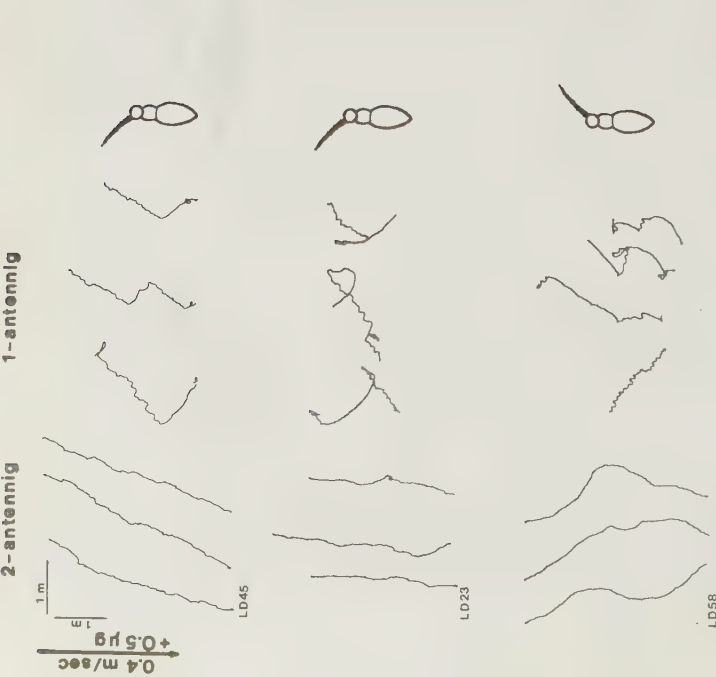


Abb. 22 Laufspuren bei anemotaktischer Orientierung im homogenen Duftfeld (0,4 m/sec; 0,5 µg) vor und nach der Amputation einer Antenne. Alle Läufe sind windaufwärts gerichtet.

Die Laufspuren ein-antenniger Tiere weisen zwei deutliche alternierende, bevorzugte Laufwinkel auf, Laufstücke mit Abweichungen des Laufwinkels zur amputierten Seite hin weisen Arkadenstruktur auf.

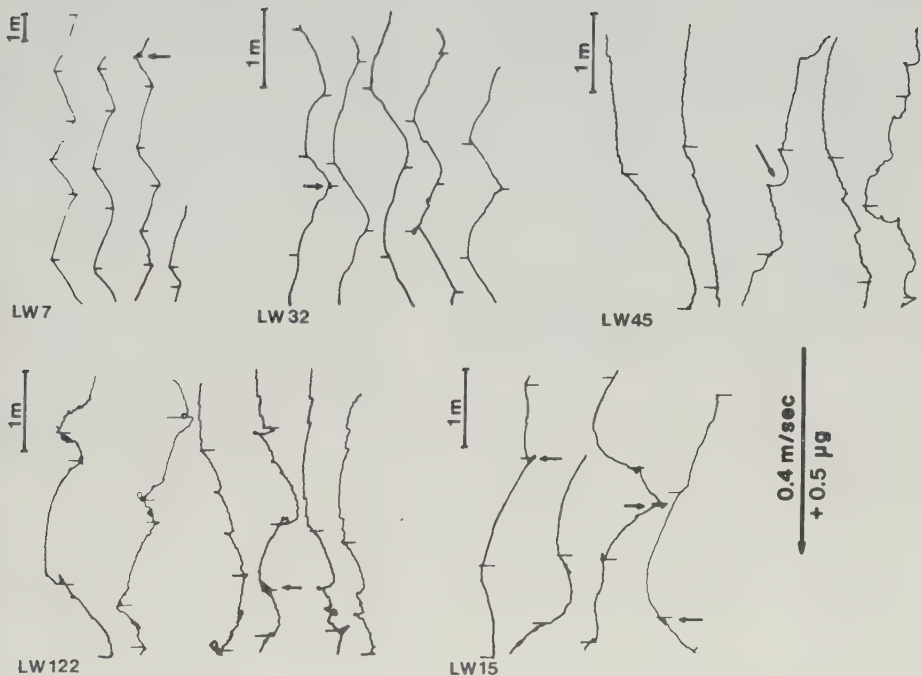


Abb. 24 Laufspuren zwei-antenniger Tiere bei anemotaktischer Orientierung im inhomogenen Duftfeld = Wahlversuche.

Der Luftstrom (0,4 m/sec) ist in zwei parallele Kanäle geteilt, von denen jeweils ein Kanal mit Duftstoff (0,5 µg) belegt ist. Der duftstoffführende Kanal wird periodisch gewechselt (kurze horizontale "Nadeln"). Die Laufspuren sind jeweils zum duftstoff-belegten Kanal hin ausgerichtet. Die momentane Abnahme der Duftstoff-Konzentration während der Wechsel löst häufig eine Suchphase aus (Pfeile).

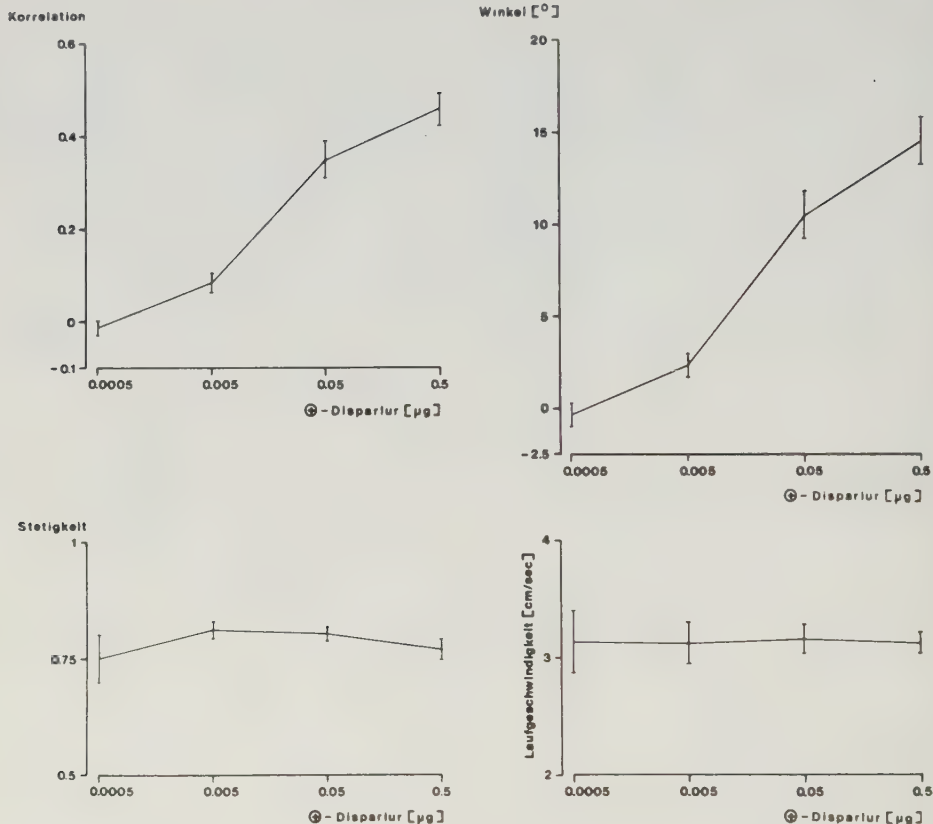


Abb. 25 Korrelation der Richtung der 1sec-Laufvektoren mit der Richtung zum duftstoffbelegten Kanal, Winkel der mittleren Lauf-
richtung bezüglich der Richtung zum duftstoffbelegten Kanal,
Stetigkeit der Läufe und Laufgeschwindigkeit in Abhängigkeit von
der Duftstoff-Konzentration.

homogenes Duftfeld

Wahlversuch

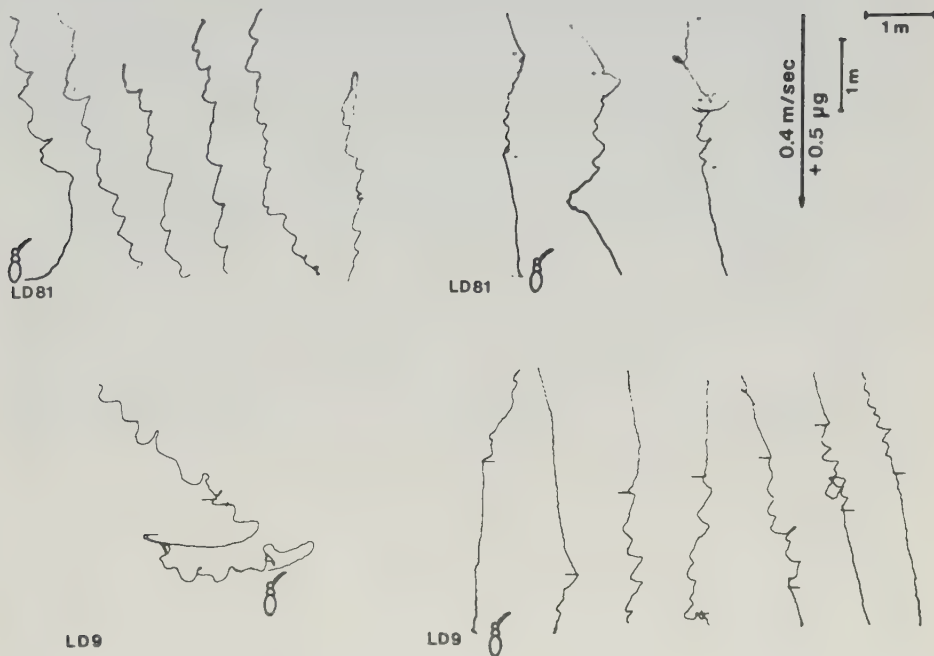


Abb. 26 Laufspuren ein-antenniger Tiere bei anemotaktischer Orientierung im homogenen Duftfeld (entsprechend Abb. 22 und 23) und inhomogenem Duftfeld = Wahlversuche (entsprechend Abb. 25).

In den Wahlversuchen resultiert bei linksseitig amputierten Tieren und Duftstoffgabe auf dem rechten Kanal ein Lauf mit Arkadenstruktur zum rechten Kanal hin. Die Richtung der Drehmomentspulse, die die Arkaden bedingen, ist in beiden Fällen zur amputierten Seite hin gerichtet.

D. Versuche mit fliegenden Faltern in der "Flugmühle"

I. Einleitung und theoretische Ausgangssituation

Frei fliegende Falter sind den Einflüssen von Wind ausgesetzt; sie werden durch die strömende Luft relativ zum Boden verfrachtet. Damit ist die Flugbahn in einem bodenfesten Koordinatensystem nicht mehr durch die Eigenbewegung des Tieres allein bestimmt, sondern ergibt sich aus der vektoriellen Addition von Eigenbewegung und Bewegung der umgebenden Luftmasse. Eine direkte Messung der Windgeschwindigkeit und Richtung mit Hilfe der Anemorezeptoren (Antennen) ist im Flug nicht möglich, da lediglich die Fluggeschwindigkeit relativ zur bewegten Luft - d.h. zu einem bewegten Koordinatensystem - erfasst werden kann und die Strömungsrichtung immer der Flugrichtung, die im allgemeinen mit der Körperlängsachse des Tieres zusammenfällt, entspricht (Hannes, 1965). In Freilandversuchen mit der Honigbiene (von Frisch und Lindauer, 1955) zeigte sich jedoch, daß die Tiere sehr wohl zu einer zumindest partiellen Kompensation von Mit- und Gegenwind fähig sind und ihre Fluggeschwindigkeit so verändern, daß sie der Geschwindigkeit über Boden bei Windstille angenähert wird. Diese Fähigkeit zur Windkompensation muß durch andere Sinnesorgane als durch die Anemorezeptoren ermöglicht werden. Durch Messung der Flügelschlag-Amplitude konnte Heran (1955) für die Honigbiene indirekt nachweisen, daß die relative Bewegung des Untergrundmusters auf die Fluggeschwindigkeit Einfluß besitzt. Die Versuche von Kennedy (1939) mit *Aedes*, Schneider (1965) mit *Calliphora* und Kennedy & Marsh (1974) mit dem Kleinschmetterling *Plodia* bewiesen eindeutig, daß die Geschwindigkeit des Untergrundmusters bezüglich des Tieres (in einem Windtunnel) der wirksame Faktor bei der Regelung der Fluggeschwindigkeit ist und damit eine Kompensation von Mit- und Gegenwind erreicht wird. Von Heran und Lindauer (1963) konnte in Freilandversuchen gezeigt werden, daß zusätzlich die Struktur des Untergrundmusters sowohl auf die Fluggeschwindigkeit, als auch auf die Einstellung der Flughöhe Einfluß besitzt.

Bei einem Flug über strukturiertem Untergrund und bei Windstille ergibt sich relativ zum Tier eine Scheinbewegung des Untergrundmusters entgegen der Flugrichtung, die betragsmäßig der Flugge-

schwindigkeit über dem Muster entspricht. Durch Mit- bzw. Gegenwind wird diese Scheinbewegung betragsmäßig entsprechend der vektoriellen Addition von Fluggeschwindigkeit und Windgeschwindigkeit vergrößert, bzw. verringert. Wird nun bei konstant gehaltener Flughöhe die jeweils gesehene Geschwindigkeit der für Windstille erwarteten, durch Änderung der Fluggeschwindigkeit angenähert, so ergibt sich daraus die Kompensation des Windes (Heran und Lindauer, 1963).

Die Tiere können somit im freien Flug den Einfluß von Mit- bzw. Gegenwind kompensieren, jedoch besitzen sie damit weder eine Information über das Vorhandensein von Wind selbst, noch über dessen Richtung. Diese Information könnte einerseits erhalten werden durch eine Messung der Flugleistung, die notwendig ist, um eine konstante Fluggeschwindigkeit über dem Untergrund aufrecht zu erhalten. Dabei wäre jedoch eine unabhängige Information über die Flughöhe nötig, da die gesehene Scheinbewegung des Untergrundmusters - die Winkelgeschwindigkeit der Musterelemente - von der Flughöhe abhängig ist. Diese wiederum könnte in dem Kontrastwert der Musterelemente, der ebenfalls von der Flughöhe, jedoch auch von der Beschaffenheit des Untergrunds selbst, abhängig ist, gegeben sein (Heran & Lindauer, 1963). Andererseits könnte die Information über den Wind und seine Richtung erhalten werden, in dem das Tier einen Kurvenflug einleitet. Fällt die Körperlängsachse nicht mehr mit der Windrichtung zusammen, so laufen, aufgrund der nun einsetzenden seitlichen Verfrachtung, die Musterelemente schräg über das Ommatidienraster des Auges. In diesem Fall wäre die Bestimmung von Wind und dessen Richtung ein Problem der Kompensation der Querkomponente der gesehenen Scheinbewegung des Untergrundmusters (Kennedy, 1939).

Frei fliegende Tiere besitzen sechs Freiheitsgrade der Bewegung: drei der Translation und drei der Rotation.

Versuche zur Flugkontrolle bezüglich der translatorischen Freiheitsgrade sind im Labor bisher nur selten durchgeführt worden. In den meisten in der Literatur beschriebenen Versuchen war es nicht möglich, die Fluggeschwindigkeit bezüglich der Körperlängs-

achse kontinuierlich zu registrieren, so daß lediglich eine mehr oder weniger genaue mittlere Fluggeschwindigkeit und damit lediglich ein "mittleres Verhalten" der Tiere erfaßt werden konnte (z.B. Kennedy, 1939; Schneider, 1965; Kennedy & Marsh, 1974). Ebenso wurden die optischen Reize nicht quantitativ kontrolliert geboten. Dies trifft zwar z.B. in Versuchen von Götz (1968) mit *Drosophila* zu, jedoch wurde hier das optische Muster seitlich an den Tieren vorbeibewegt. Für die Messung der Fluggeschwindigkeit kann dies jedoch nicht die adäquate Reizsituation darstellen, da viele Insekten über offene Grasflächen mit weit entfernten und damit für die Regelung der Fluggeschwindigkeit irrelevanten vertikalen Musterelementen fliegen. Einer aus dem gleichen Grund inadäquaten Reizsituation wurde auch *Musca* (Wehrhahn, 1976, 1978) und *Drosophila* (David, 1979a,b) in Versuchen zur Kontrolle der Flughöhe ausgesetzt.

Demgegenüber wurde die Flugkontrolle bezüglich der Rotation um die Körperhochachse besonders an der Stubenfliege (*Musca domestica*) in den letzten zehn Jahren intensiv untersucht, wobei der Einfluß von Mustern (im allgemeinen homogene Streifenmuster) und von Musterelementen (Einzelstreifen und hell-dunkel Kanten) auf die Flugstabilisierung bevorzugt untersucht wurde (Literaturzusammenstellung siehe Reichardt & Poggio, 1976 und Poggio & Reichardt, 1976). Die übrigen Freiheitsgrade wurden im Experiment mechanisch blockiert, da man von der Annahme ausging, daß sich die einzelnen Freiheitsgrade nicht beeinflussen.

Die Versuche wurden im Labor sowohl im open-loop Experiment mit Hilfe des Spangenglobus (Hassenstein, 1951), als auch im closed-loop Experiment durchgeführt. Dabei wird das Tier ortsfest gehalten und das Muster entsprechend dem vom Tier erzeugten und gemessenen Drehmoment um das Tier in "natürlicher" Weise gedreht (Reichardt & Wenking, 1969). Die Reaktion der Tiere bezüglich der Rotationsbewegung um die Körperhochachse läßt sich nach Reichardt (1973) aus drei Komponenten zusammensetzen:

1. Dem geschwindigkeitsabhängigen Anteil ($r_y \dot{\psi}$), der der klassischen optomotorischen Reaktion (Hassenstein, 1951) entspricht. Dieser Anteil ist von der Bewegungsrichtung eines Streifens und dessen Winkel-

geschwindigkeit abhängig, jedoch von der Position des Streifenbildes auf der Retina unabhängig.

2. Dem positionsabhängigen Anteil ($D^*(\psi)$). Er ist abhängig von der Position des Streifenbildes auf der Retina, in erster Näherung jedoch unabhängig von dessen Winkelgeschwindigkeit und Bewegungsrichtung. Dieser Anteil ist durch eine funktionelle Inhomogenität des Insektenauges bedingt und bezeichnet die Attraktivität eines Objekts. Gebotene Objekte lösen ein Drehmoment aus, dessen Verlauf in Abhängigkeit vom Winkel sich durch eine antisymmetrische Funktion, deren Nullpunkt in Richtung der Körperlängsachse liegt, beschreiben läßt (Reichardt, 1973). Dieser Anteil wirkt bei seitlich gebotenen Einzelobjekten dem geschwindigkeitsabhängigen Anteil entgegen und bewirkt ein optisches "Einfangen" des Objekts in Richtung der Körperlängsachse in einem Potentialtal. Nach erfolgter Fixation wirken geschwindigkeits- und positionsabhängiger Anteil gleichsinnig jeder Veränderung des Bildes in der Fovea entgegen und erhalten so die Fixationsreaktion, bei bewegten Objekten die tracking-Reaktion aufrecht. In den Drehtrommel-Experimenten mit *Musca* resultierte daraus ein stereotypes Verhalten, das auf Fixation und tracking beschränkt war.

3. Eine open-loop Drehmomentsfluktuation ($N_y(t)$), die unabhängig von optischen Eingängen ist. Diese Fluktuation kann durch eine tierfeste, O^0 -symmetrische (bezogen auf die Tierlängsachse) stochastische Funktion beschrieben werden. Es wird damit verhindert, daß reizunwirksame retinastabilisierte Bilder entstehen.

Diese drei Komponenten sind für die Rotationsbewegung um die Körperhochachse quantitativ in der "phänomenologischen Gleichung" beschrieben: (Poggio & Reichardt, 1973; Reichardt & Poggio, 1975).

$$\Theta \ddot{\psi} + k_{\psi} \dot{\psi} = N_y(t) - D^*(\psi) - r_{\psi} \dot{\psi}$$

Die linke Seite der Gleichung beschreibt die Flugdynamik: Θ = Massenträgheit des Tieres bezüglich der Drehachse, k_{ψ} = Reibungskräfte.

Srinivasan & Bernard (1977) konnten zeigen, daß der optomotorische Anteil bei schnellen Bewegungen kleiner Objekte in strukturierter Umgebung unterdrückt werden kann, wodurch eine Folgereaktion =

pursuit-Reaktion möglich wird. Diese Reaktion unterscheidet sich durch charakteristische Eigenschaften von der optomotorischen Reaktion (kürzere Latenzzeit, größere Anstiegssteilheit der Reaktion).

Von Heisenberg und Wolf (1979) wurde neben der fovealen Fixation für *Drosophila* eine extrafoveale Fixation (beliebige Winkel zwischen Körperlängsachse und Muster werden stabil eingestellt) beschrieben. Gleiches konnte für die Fliege *Syritta* (Land, 1975) und für den Kartoffelkäfer als laufendes Insekt (Kramer, in Vorb.) nachgewiesen werden.

Die Analyse von freien Flügen von *Syritta* (Collett & Land, 1975) bezüglich der Rotation um die Körperhochachse und der translatorischen Freiheitsgrade ergab gegenüber dem stereotypen Verhalten von *Musca* bezüglich der Rotationsbewegung ein vielfältiges Repertoire von Verhaltensweisen. Da die Reaktion der Tiere trotz Kenntnis der sensorischen Eingänge nicht vorhersagbar war und die Reaktionen eine große Plastizität zeigten, wurde von Land die starre "sensory-input motor-output" Relation, wie sie der von Reichardt aufgestellte Algorithmus fordert, durch die Vorstellung eines "free-will" der Tiere erweitert (Land, 1977).

II. Methode

Für die Versuche mit *Lymantria dispar* wurde eine Situation gefordert, in der die Tiere ihre Fluggeschwindigkeit frei wählen können, Vortrieb und Luftwiderstand im Gleichgewicht und die optischen Eingänge hinsichtlich des Untergrundmusters bekannt sind. Die Lösung war eine kompensierende Flugmühle (Abb. M1), wodurch closed-loop Experimente möglich wurden und auch für das anemorezeptive System (Antennen) die Reizsituation des freien Fluges erhalten blieb.

Die Tiere wurden am unteren Ende eines (Balsaholz)-Pendels befestigt. Das Pendel seinerseits war an den Arm der Flugmühle so angehängt, daß die Drehachse des Pendels durch seinen Schwerpunkt lief (indifferentes Gleichgewicht). Weiterhin war die Geometrie des Pendels bezüglich des Drehpunkts symmetrisch. Luftwiderstands-

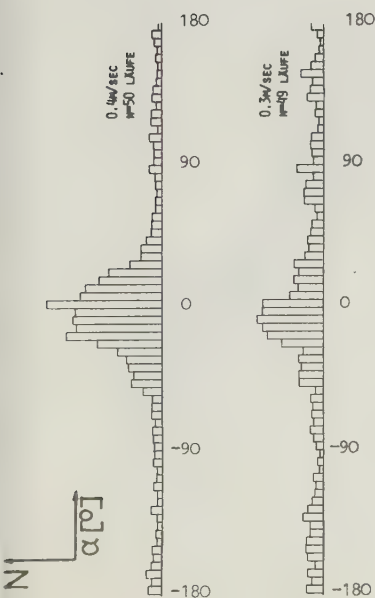


Abb. 6 Häufigkeit N der Winkel α zwischen den 1sec-Laufvektoren und der Windrichtung (0°) bei verschiedenen Windstärken (0,1-0,4 m/sec).
 Summenhistogramme der Läufe aller Tiere bei gleicher Windgeschwindigkeit (max. 3 Läufe à 100 sec/Tier einbezogen).

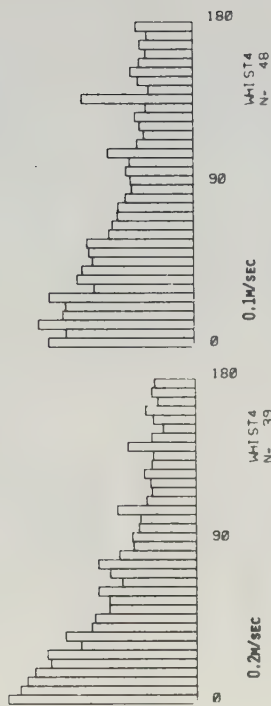
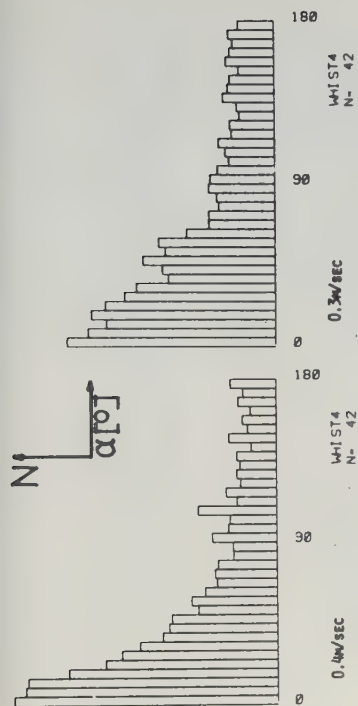


Abb. 7 Häufigkeit N der Winkel α (Absolutwert) zwischen den 1sec-Laufvektoren und dem mittleren Kurs (0°) bei verschiedenen Windgeschwindigkeiten (0,1-0,4 m/sec).

Summenhistogramme der Läufe aller Tiere bei gleicher Windgeschwindigkeit (je 3 Läufe à 100 sec/Tier einbezogen).

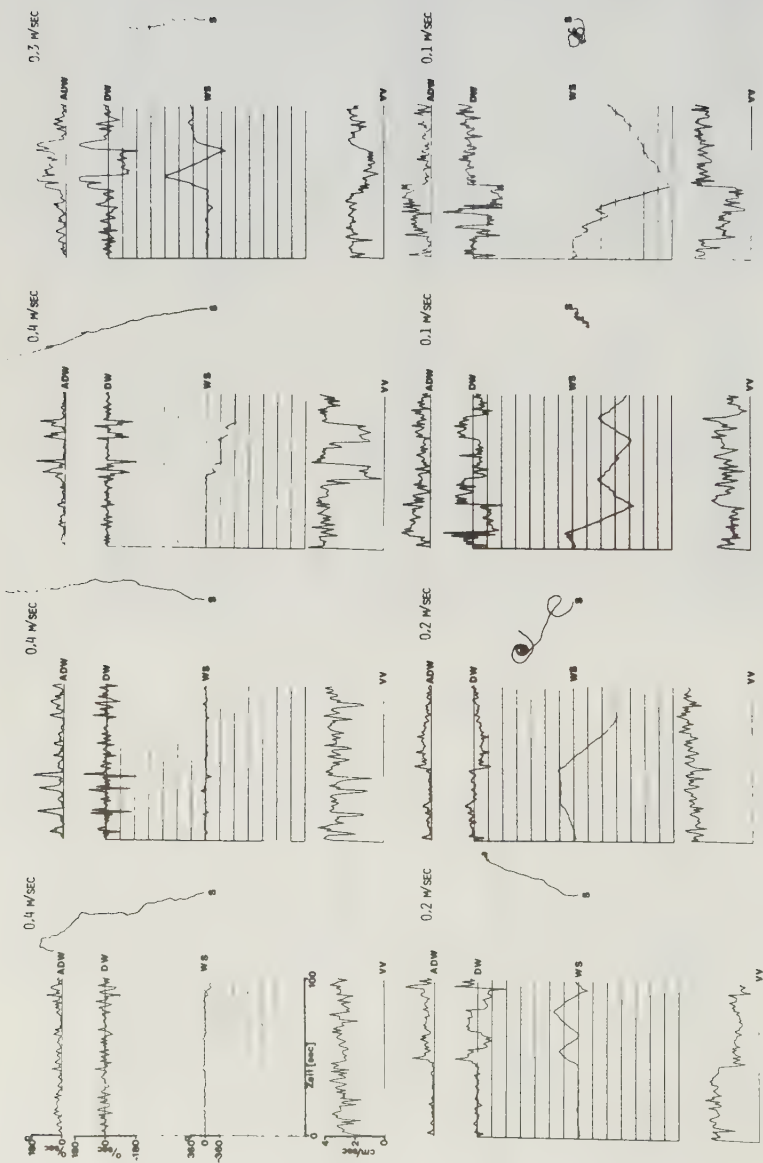


Abb. 8 Analyse von verschiedenen 100 sec-Einzelgängen: Zusammenhang zwischen Bahngeschwindigkeit (VV), Winkelgeschwindigkeit (vorneilenrichtig: DW und absolut: ADW) und dem Integral der Winkelgeschwindigkeit (WS; eine Vordrehung des Tieres äußert sich in dieser Darstellung im Übergang zwischen zwei Parallelen) mit zugehöriger Originalspur (S = Startpunkt).

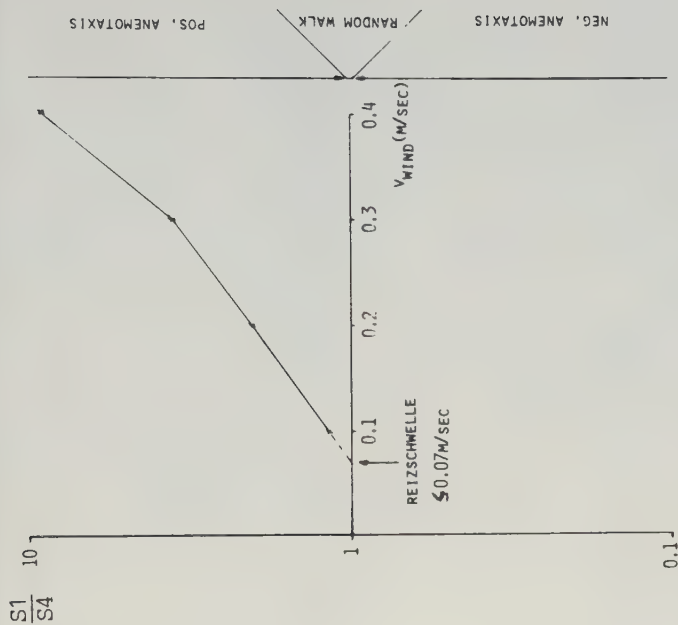


Abb. 10 Verhältnis der Anzahl der Vektoren im windzugewandten 60°-Sektor (S1) zur Anzahl der Vektoren im windabgewandten 60°-Sektor (S4) in Abhängigkeit von der Windgeschwindigkeit.

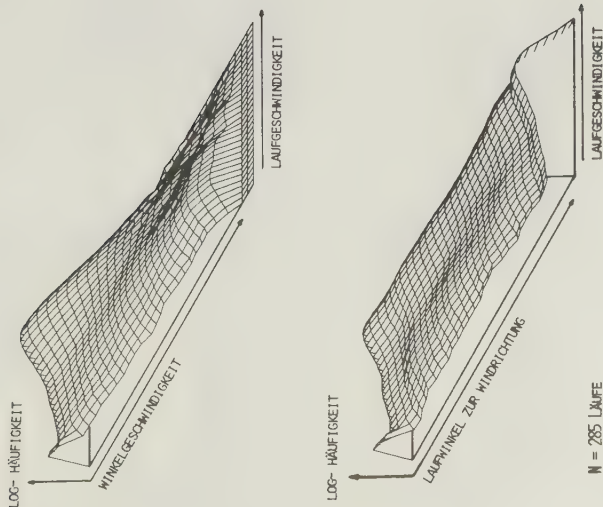


Abb. 9 Zusammenhang zwischen Laufgeschwindigkeit und Winkelgeschwindigkeit, bzw. Laufwinkel zur Windrichtung; aufgetragen ist der Logarithmus der Häufigkeiten.

Zusammengefaßt sind alle Läufe bei allen Windgeschwindigkeiten; Die Laufgeschwindigkeit wurde für jeden Einzellauf auf den Mittelwert aus den 10 Spitzenwerten normiert.

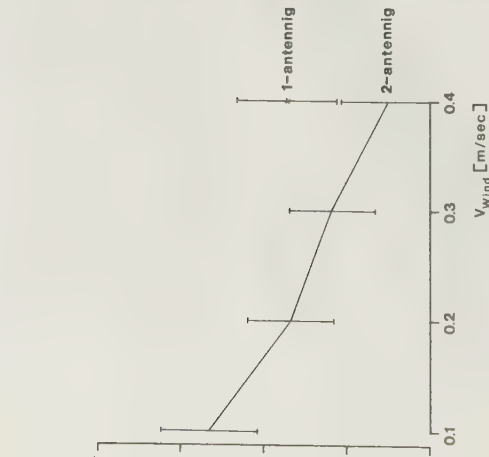


Abb. 11 Anzahl der 360°-Drehungen während der 100sec-Läufe zweiantenniger Tiere in Abhängigkeit von der Laufgeschwindigkeit und Zunahme der Anzahl der 360°-Drehungen durch Amputation einer Antenne.

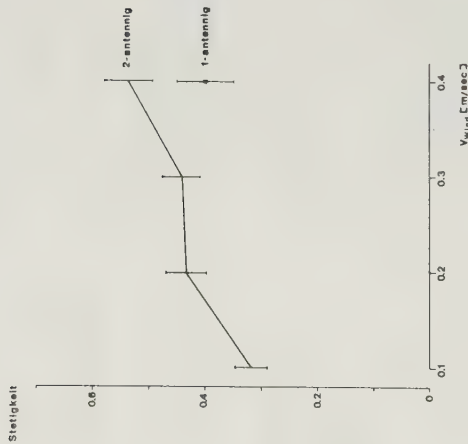


Abb. 12 Stetigkeit der Läufe zweiantenniger Tiere in Abhängigkeit von der Windgeschwindigkeit und Reduktion der Stetigkeit durch Amputation einer Antenne.

Stetigkeit = Verhältnis der Länge des Vektors zwischen Start- und Endpunkt eines Laufes und tatsächlicher Weglänge.

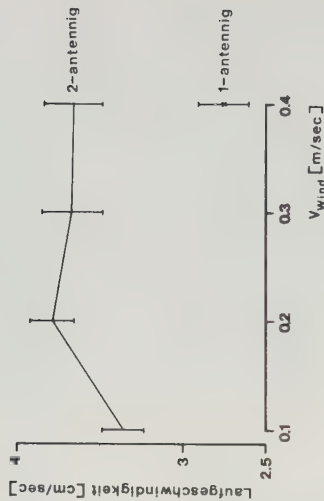


Abb. 13 Laufgeschwindigkeit zweiantenniger Tiere in Abhängigkeit von der Windgeschwindigkeit und Reduktion der Laufgeschwindigkeit durch Amputation einer Antenne.

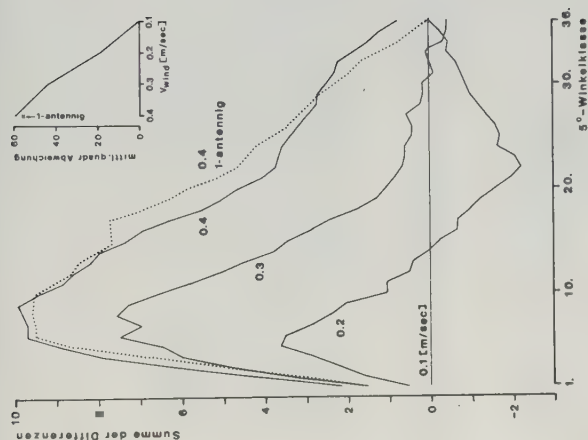


Abb. 15 Summe der Differenzen zwischen den Klassensinhalten der Histogramme von Abb. 14 bei Windgeschwindigkeiten von 0,2; 0,3; 0,4 m/sec und den entsprechenden Klassensinhalten bei der Windgeschwindigkeit von 0,1 m/sec. Oben rechts: mittlere quadratische Abweichung der Differenzensummen von Null in Abhängigkeit von der Konzentration.

Die Darstellung verdeutlicht die Verringerung der mittleren Winkelgeschwindigkeiten bei höheren Windgeschwindigkeiten und daß die Amputation einer Antenne die mittlere Winkelgeschwindigkeit nicht signifikant beeinflusst.

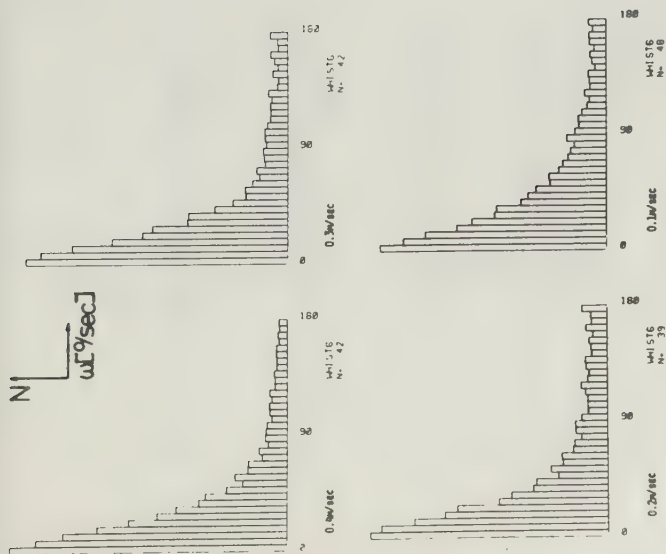
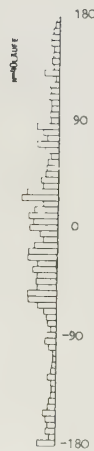


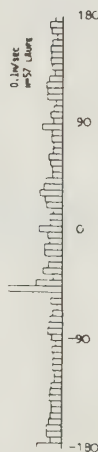
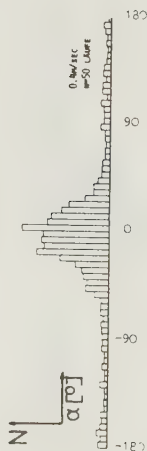
Abb. 14 Häufigkeit N der Winkelgeschwindigkeiten $|\omega|$ (= Winkeländerungen aufeinanderfolgender 1sec-Laufvektoren bei unterschiedlichen Windgeschwindigkeiten (0,1-0,4 m/sec)).

Summenhistogramme der Läufe aller Tiere bei gleicher Windgeschwindigkeit (je 3 Läufe à 100 sec/tier einbezogen).

1-antennig; 0,4 m/sec



2-antennig



WINKEL DES MITTLEREN LAUFVEKTORS

$15,8^{\circ} \pm 10,9^{\circ}$ ($n=11$)

($p \approx 0,05$)

VORZEICHENTEST D. MITTL. LAUFVEKTORS

17 : 24

11 : 6

BEVORZUGTE DREHRICHTUNG

(KORRIGIERT NACH MITTL. LAUFVEKTOR)

13 : 12 : 16

10 : 1 : 6

$\hat{=} 1 : 1,23$

$\hat{=} 1,66 : 1$

WINKELSUMME NACH 100 SEC LAUF

IN EINHEITEN VON 360°

$2,5 \pm 0,7 : 3,73 \pm 0,96$

$4,2 \pm 1,3 : 4,5 \pm 1,8$

(NUR TIERE MIT BEVORZUGTER DREH-

RICHTUNG)

$\hat{=} 1 : 1,49$

$\hat{=} 1 : 1,07$

($p > 0,05$)

Tab. 1 Einfluß der Antennen-Amputation auf die mittlere Laufrichtung und die Drehtendenz.

Abb. 16 Häufigkeit N der Winkel α zwischen den 1sec-Laufvektoren und der Windrichtung (0°) bei der Windstärke 0,4 m/sec für ein-antennige Tiere. Zum Vergleich sind die entsprechenden Histogramme bei verschiedenen Windstärken ($0,1 - 0,4$ m/sec) der zwei-antennigen Tiere abgebildet.

Summenhistogramme der Läufe aller Tiere (max. 3 Läufe à 100 sec/Tier einbezogen).

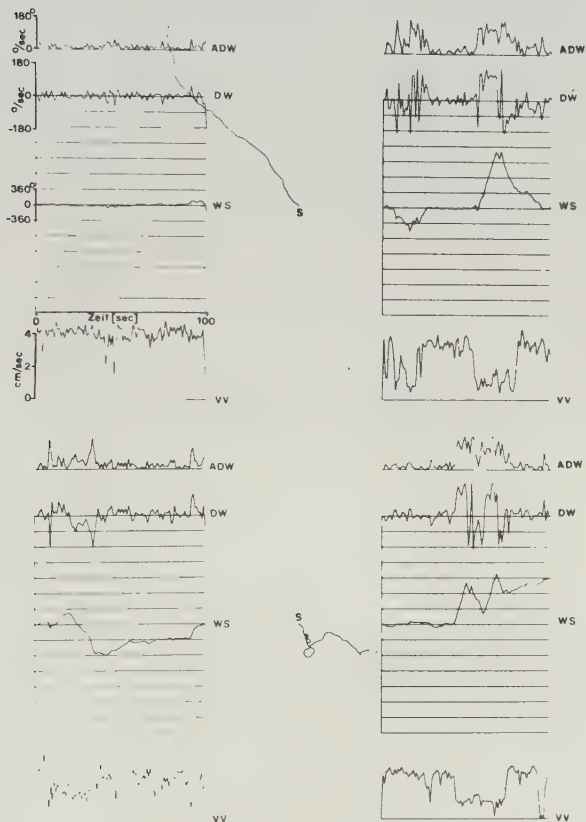


Abb. 17 Darstellung wie Abb. 12, jedoch für ein-antennige Tiere.

0.4 m/sec +

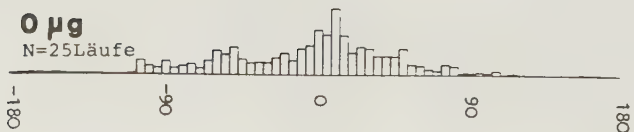
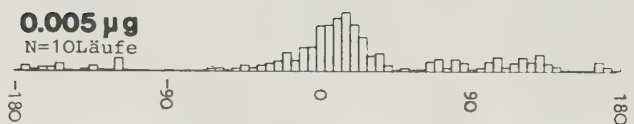
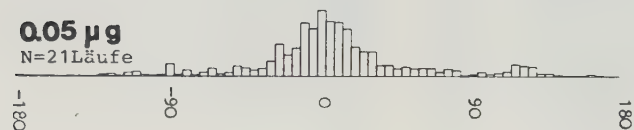
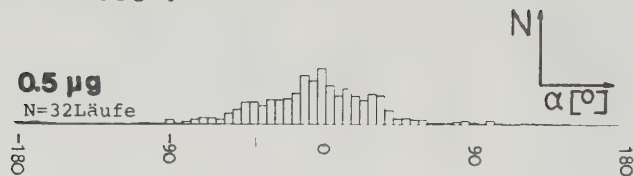


Abb. 18 Häufigkeit N der Winkel α zwischen den 1sec-Laufvektoren und der Windrichtung (0°) bei Beimischung verschiedener Duftstoff-Konzentrationen ($0,005 \mu\text{g}$ - $0,5 \mu\text{g}$). Zum Vergleich ist die entsprechende Verteilung bei duftstofffreiem Wind gleicher Geschwindigkeit abgebildet.

Summenhistogramme der Läufe aller Tiere bei gleicher Konzentration (maximal 3 Läufe à 100 sec/Tier einbezogen).

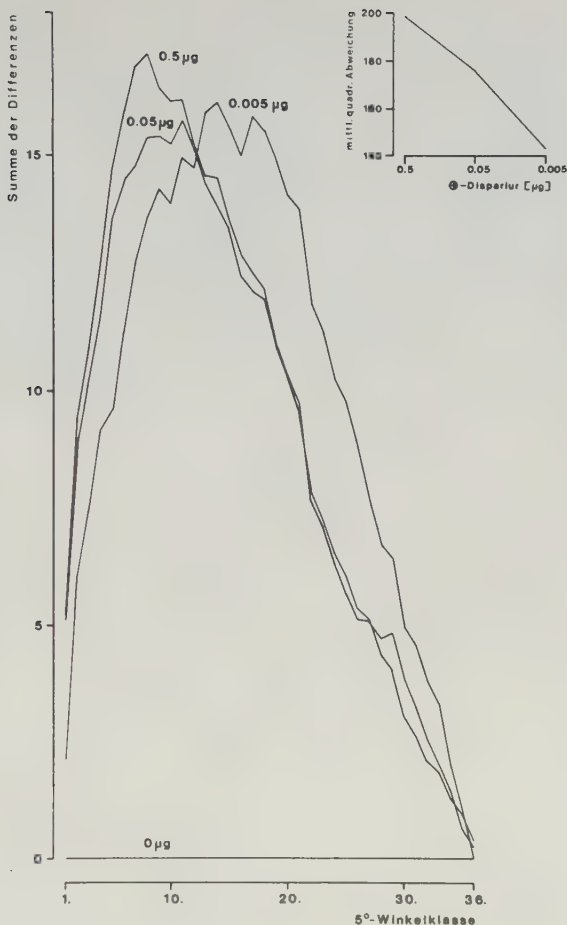


Abb. 19 Histogramme der Häufigkeit N der Winkel zwischen den 1sec-Laufvektoren und der mittleren Laufrichtung (0°) bei der Windgeschwindigkeit von 0,4 m/sec und Beimischung verschiedener Duftstoff-Konzentrationen ($0,005 \mu\text{g}$ - $0,5 \mu\text{g}$) wurden erstellt.

Dargestellt ist die Summe der Differenzen zwischen den Klasseninhalten bei duftstoffhaltigem Wind und den entsprechenden Klasseninhalten bei duftstofffreiem Wind gleicher Geschwindigkeit (0,4 m/sec). Oben recht: mittlere quadratische Abweichung der Differenzensummen von 0 in Abhängigkeit von der Konzentration.

Die Darstellung verdeutlicht die sprunghafte Verringerung großer Laufwinkel bezüglich der mittleren Laufrichtung bei Anwesenheit einer schwelennahen Duftstoff-Konzentration und die weitere Verringerung großer Laufwinkel bei höheren Konzentrationen.

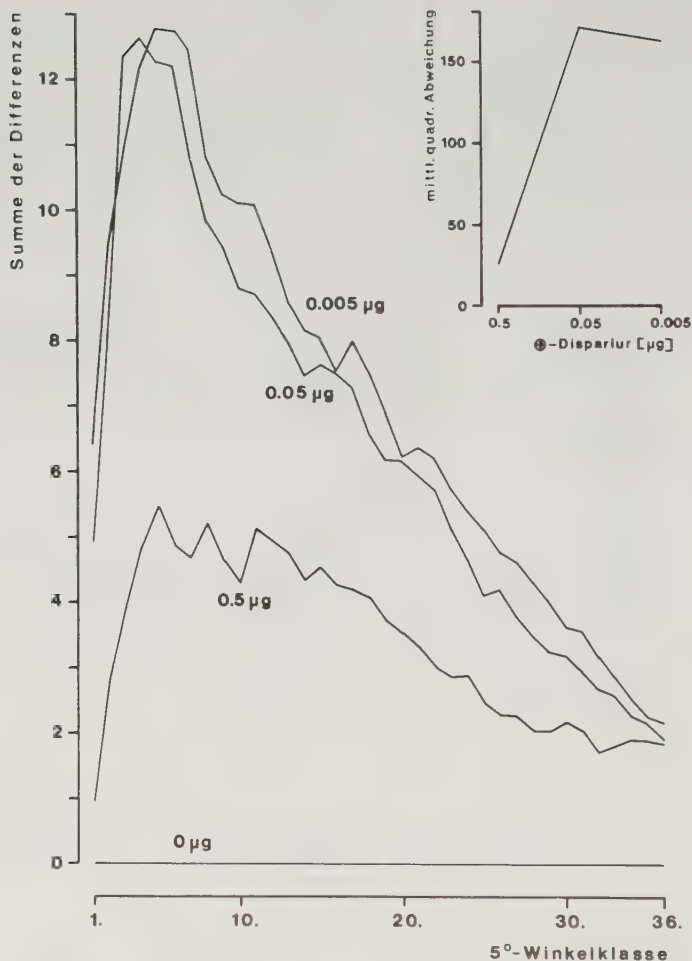


Abb. 20 Darstellung wie Abb. 19, jedoch wurden die Histogramme der Winkelgeschwindigkeiten $|\omega|$ (= Winkeldifferenzen aufeinanderfolgender 1-sec-Laufvektoren) bei der Windgeschwindigkeit von 0,4 m/sec und Beimischung verschiedener Duftstoff-Konzentrationen (0,005 μg - 0,5 μg) ausgewertet.

Die Darstellung verdeutlicht die sprunghafte Verringerung der mittleren Winkelgeschwindigkeit bei Anwesenheit schwelennaher Duftstoffkonzentration (0,005 μg) und die folgende Zunahme bei höheren Konzentrationen.

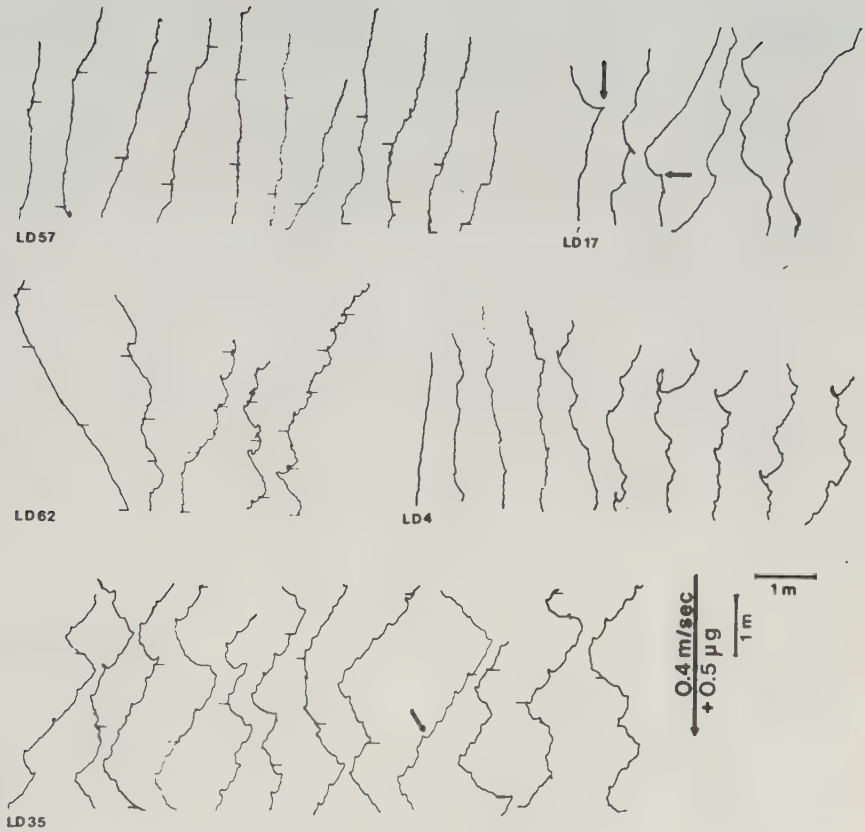


Abb. 21 Laufspuren bei anemotaktischer Orientierung im homogenen Duftfeld (0,4 m/sec; 0,5 µg). Die Pfeile kennzeichnen exemplarisch Änderungen der Laufrichtung, die durch Drehmomentspulse verursacht sind.

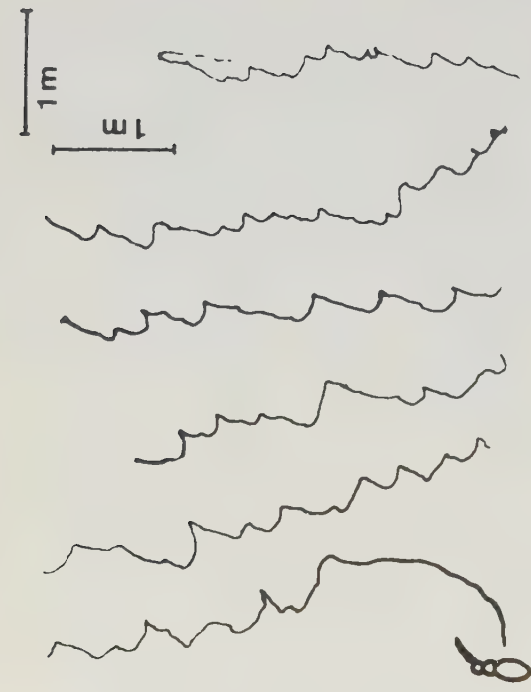


Abb. 23 Laufspur eines ein-antennigen Tieres wie in Abb. 22, jedoch mit besonders ausgeprägter Arkadenstruktur.

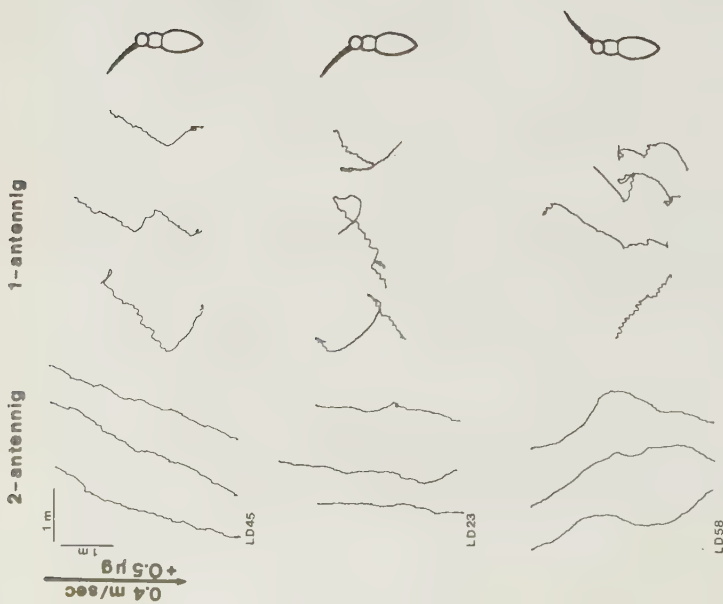


Abb. 22 Laufspuren bei anemotaktischer Orientierung im homogenen Duftfeld ($0,4 \text{ m/sec}$; $0,5 \mu\text{g}$) vor und nach der Amputation einer Antenne. Alle Läufe sind windaufwärts gerichtet. Die Laufspuren ein-antenniger Tiere weisen zwei deutliche alternierende, bevorzugte Laufwinkel auf, Laufstücke mit Abweichungen des Laufwinkels zur amputierten Seite hin weisen Arkadenstruktur auf.

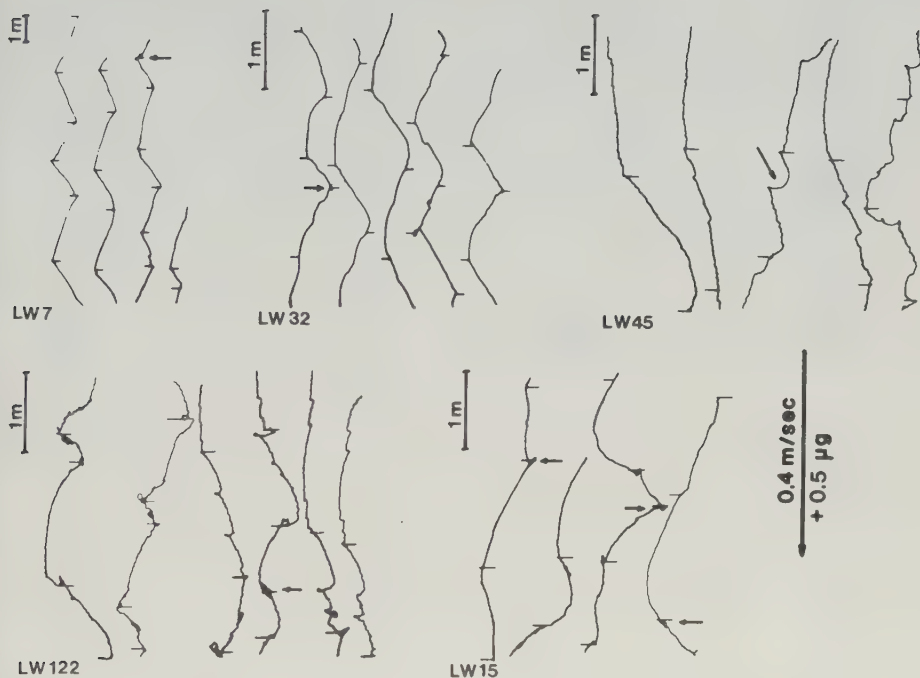


Abb. 24 Laufspuren zwei-antenniger Tiere bei anemotaktischer Orientierung im inhomogenen Duftfeld = Wahlversuche.

Der Luftstrom (0,4 m/sec) ist in zwei parallele Kanäle geteilt, von denen jeweils ein Kanal mit Duftstoff (0,5 µg) belegt ist. Der duftstoffführende Kanal wird periodisch gewechselt (kurze horizontale "Nadeln"). Die Laufspuren sind jeweils zum duftstoff-belegten Kanal hin ausgerichtet. Die momentane Abnahme der Duftstoff-Konzentration während der Wechsel löst häufig eine Suchphase aus (Pfeile).

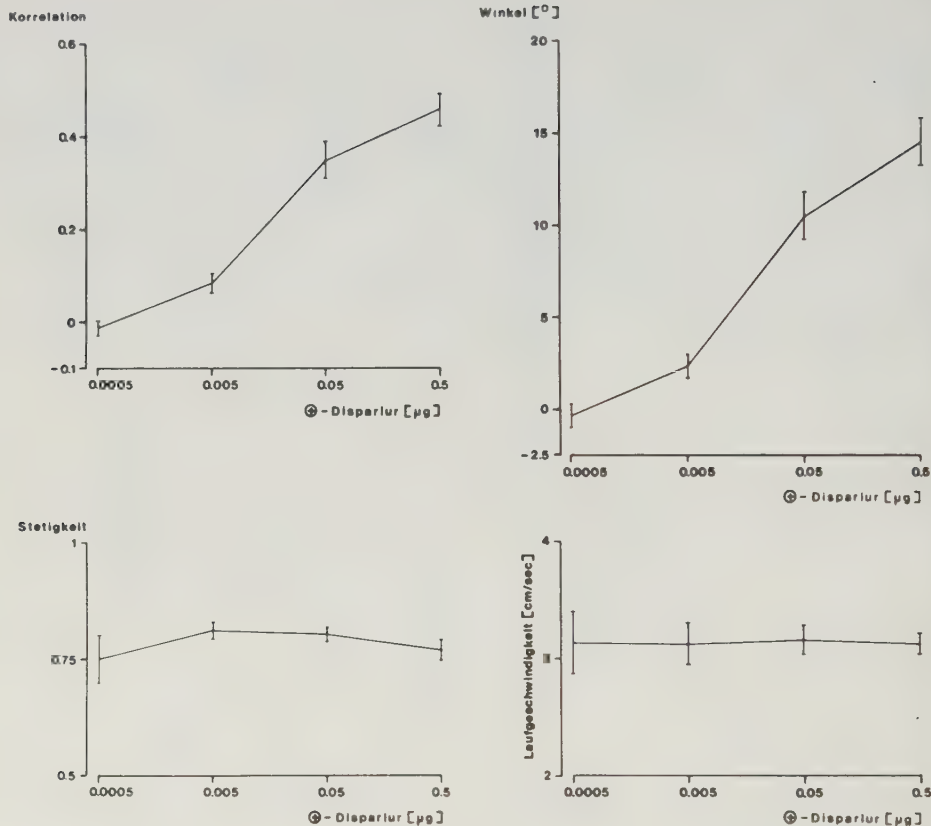


Abb. 25 Korrelation der Richtung der 1sec-Laufvektoren mit der Richtung zum duftstoffbelegten Kanal, Winkel der mittleren Lauf- richtung bezüglich der Richtung zum duftstoffbelegten Kanal, Stetigkeit der Läufe und Laufgeschwindigkeit in Abhängigkeit von der Duftstoff-Konzentration.

homogenes Duftfeld

Wahlversuch

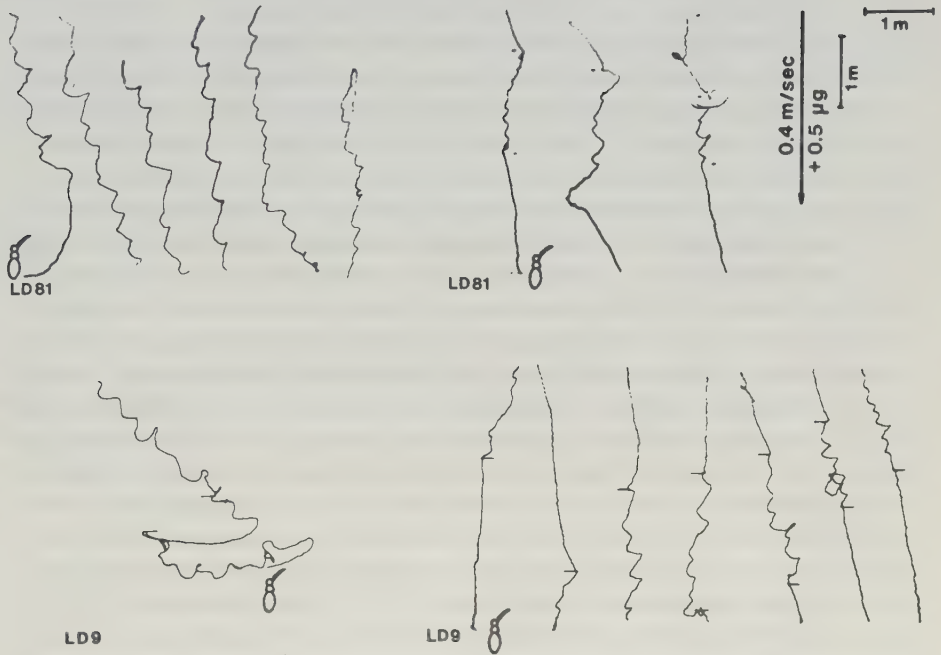


Abb. 26 Laufspuren ein-antenniger Tiere bei anemotaktischer Orientierung im homogenen Duftfeld (entsprechend Abb. 22 und 23) und inhomogenem Duftfeld = Wahlversuche (entsprechend Abb. 25).

In den Wahlversuchen resultiert bei linksseitig amputierten Tieren und Duftstoffgabe auf dem rechten Kanal ein Lauf mit Arkadenstruktur zum rechten Kanal hin. Die Richtung der Drehmomentspulse, die die Arkaden bedingen, ist in beiden Fällen zur amputierten Seite hin gerichtet.

D. Versuche mit fliegenden Faltern in der "Flugmühle"

I. Einleitung und theoretische Ausgangssituation

Frei fliegende Falter sind den Einflüssen von Wind ausgesetzt; sie werden durch die strömende Luft relativ zum Boden verfrachtet. Damit ist die Flugbahn in einem bodenfesten Koordinatensystem nicht mehr durch die Eigenbewegung des Tieres allein bestimmt, sondern ergibt sich aus der vektoriellen Addition von Eigenbewegung und Bewegung der umgebenden Luftmasse. Eine direkte Messung der Windgeschwindigkeit und Richtung mit Hilfe der Anemorezeptoren (Antennen) ist im Flug nicht möglich, da lediglich die Fluggeschwindigkeit relativ zur bewegten Luft - d.h. zu einem bewegten Koordinatensystem - erfasst werden kann und die Strömungsrichtung immer der Flugrichtung, die im allgemeinen mit der Körperlängsachse des Tieres zusammenfällt, entspricht (Hannes, 1965). In Freilandversuchen mit der Honigbiene (von Frisch und Lindauer, 1955) zeigte sich jedoch, daß die Tiere sehr wohl zu einer zumindest partiellen Kompensation von Mit- und Gegenwind fähig sind und ihre Fluggeschwindigkeit so verändern, daß sie der Geschwindigkeit über Boden bei Windstille angenähert wird. Diese Fähigkeit zur Windkompensation muß durch andere Sinnesorgane als durch die Anemorezeptoren ermöglicht werden. Durch Messung der Flügelschlag-Amplitude konnte Heran (1955) für die Honigbiene indirekt nachweisen, daß die relative Bewegung des Untergrundmusters auf die Fluggeschwindigkeit Einfluß besitzt. Die Versuche von Kennedy (1939) mit *Aedes*, Schneider (1965) mit *Calliphora* und Kennedy & Marsh (1974) mit dem Kleinschmetterling *Plodia* bewiesen eindeutig, daß die Geschwindigkeit des Untergrundmusters bezüglich des Tieres (in einem Windtunnel) der wirksame Faktor bei der Regelung der Fluggeschwindigkeit ist und damit eine Kompensation von Mit- und Gegenwind erreicht wird. Von Heran und Lindauer (1963) konnte in Freilandversuchen gezeigt werden, daß zusätzlich die Struktur des Untergrundmusters sowohl auf die Fluggeschwindigkeit, als auch auf die Einstellung der Flughöhe Einfluß besitzt.

Bei einem Flug über strukturiertem Untergrund und bei Windstille ergibt sich relativ zum Tier eine Scheinbewegung des Untergrundmusters entgegen der Flugrichtung, die betragsmäßig der Flugge-

schwindigkeit über dem Muster entspricht. Durch Mit- bzw. Gegenwind wird diese Scheinbewegung betragsmäßig entsprechend der vektoriellen Addition von Fluggeschwindigkeit und Windgeschwindigkeit vergrößert, bzw. verringert. Wird nun bei konstant gehaltener Flughöhe die jeweils gesehene Geschwindigkeit der für Windstille erwarteten, durch Änderung der Fluggeschwindigkeit angenähert, so ergibt sich daraus die Kompensation des Windes (Heran und Lindauer, 1963).

Die Tiere können somit im freien Flug den Einfluß von Mit- bzw. Gegenwind kompensieren, jedoch besitzen sie damit weder eine Information über das Vorhandensein von Wind selbst, noch über dessen Richtung. Diese Information könnte einerseits erhalten werden durch eine Messung der Flugleistung, die notwendig ist, um eine konstante Fluggeschwindigkeit über dem Untergrund aufrecht zu erhalten. Dabei wäre jedoch eine unabhängige Information über die Flughöhe nötig, da die gesehene Scheinbewegung des Untergrundmusters - die Winkelgeschwindigkeit der Musterelemente - von der Flughöhe abhängig ist. Diese wiederum könnte in dem Kontrastwert der Musterelemente, der ebenfalls von der Flughöhe, jedoch auch von der Beschaffenheit des Untergrunds selbst, abhängig ist, gegeben sein (Heran & Lindauer, 1963). Andererseits könnte die Information über den Wind und seine Richtung erhalten werden, in dem das Tier einen Kurvenflug einleitet. Fällt die Körperlängsachse nicht mehr mit der Windrichtung zusammen, so laufen, aufgrund der nun einsetzenden seitlichen Verfrachtung, die Musterelemente schräg über das Ommatidienraster des Auges. In diesem Fall wäre die Bestimmung von Wind und dessen Richtung ein Problem der Kompensation der Querkomponente der gesehenen Scheinbewegung des Untergrundmusters (Kennedy, 1939).

Frei fliegende Tiere besitzen sechs Freiheitsgrade der Bewegung: drei der Translation und drei der Rotation.

Versuche zur Flugkontrolle bezüglich der translatorischen Freiheitsgrade sind im Labor bisher nur selten durchgeführt worden. In den meisten in der Literatur beschriebenen Versuchen war es nicht möglich, die Fluggeschwindigkeit bezüglich der Körperlängs-

achse kontinuierlich zu registrieren, so daß lediglich eine mehr oder weniger genaue mittlere Fluggeschwindigkeit und damit lediglich ein "mittleres Verhalten" der Tiere erfaßt werden konnte (z.B. Kennedy, 1939; Schneider, 1965; Kennedy & Marsh, 1974). Ebenso wurden die optischen Reize nicht quantitativ kontrolliert geboten. Dies trifft zwar z.B. in Versuchen von Götz (1968) mit *Drosophila* zu, jedoch wurde hier das optische Muster seitlich an den Tieren vorbeibewegt. Für die Messung der Fluggeschwindigkeit kann dies jedoch nicht die adäquate Reizsituation darstellen, da viele Insekten über offene Grasflächen mit weit entfernten und damit für die Regelung der Fluggeschwindigkeit irrelevanten vertikalen Musterelementen fliegen. Einer aus dem gleichen Grund inadäquaten Reizsituation wurde auch *Musca* (Wehrhahn, 1976, 1978) und *Drosophila* (David, 1979a,b) in Versuchen zur Kontrolle der Flughöhe ausgesetzt.

Demgegenüber wurde die Flugkontrolle bezüglich der Rotation um die Körperhochachse besonders an der Stubenfliege (*Musca domestica*) in den letzten zehn Jahren intensiv untersucht, wobei der Einfluß von Mustern (im allgemeinen homogene Streifenmuster) und von Musterelementen (Einzelstreifen und hell-dunkel Kanten) auf die Flugstabilisierung bevorzugt untersucht wurde (Literaturzusammenstellung siehe Reichardt & Poggio, 1976 und Poggio & Reichardt, 1976). Die übrigen Freiheitsgrade wurden im Experiment mechanisch blockiert, da man von der Annahme ausging, daß sich die einzelnen Freiheitsgrade nicht beeinflussen.

Die Versuche wurden im Labor sowohl im open-loop Experiment mit Hilfe des Spangenglobus (Hassenstein, 1951), als auch im closed-loop Experiment durchgeführt. Dabei wird das Tier ortsfest gehalten und das Muster entsprechend dem vom Tier erzeugten und gemessenen Drehmoment um das Tier in "natürlicher" Weise gedreht (Reichardt & Wenking, 1969). Die Reaktion der Tiere bezüglich der Rotationsbewegung um die Körperhochachse läßt sich nach Reichardt (1973) aus drei Komponenten zusammensetzen:

1. Dem geschwindigkeitsabhängigen Anteil ($r_{\dot{\psi}}$), der der klassischen optomotorischen Reaktion (Hassenstein, 1951) entspricht. Dieser Anteil ist von der Bewegungsrichtung eines Streifens und dessen Winkel-

geschwindigkeit abhängig, jedoch von der Position des Streifenbildes auf der Retina unabhängig.

2. Dem positionsabhängigen Anteil ($D^*(\psi)$). Er ist abhängig von der Position des Streifenbildes auf der Retina, in erster Näherung jedoch unabhängig von dessen Winkelgeschwindigkeit und Bewegungsrichtung. Dieser Anteil ist durch eine funktionelle Inhomogenität des Insektenauges bedingt und bezeichnet die Attraktivität eines Objekts. Gebotene Objekte lösen ein Drehmoment aus, dessen Verlauf in Abhängigkeit vom Winkel sich durch eine antisymmetrische Funktion, deren Nullpunkt in Richtung der Körperlängsachse liegt, beschreiben läßt (Reichardt, 1973). Dieser Anteil wirkt bei seitlich gebotenen Einzelobjekten dem geschwindigkeitsabhängigen Anteil entgegen und bewirkt ein optisches "Einfangen" des Objekts in Richtung der Körperlängsachse in einem Potentialtal. Nach erfolgter Fixation wirken geschwindigkeits- und positionsabhängiger Anteil gleichsinnig jeder Veränderung des Bildes in der Fovea entgegen und erhalten so die Fixationsreaktion, bei bewegten Objekten die tracking-Reaktion aufrecht. In den Drehtrommel-Experimenten mit *Musca* resultierte daraus ein stereotypes Verhalten, das auf Fixation und tracking beschränkt war.

3. Eine open-loop Drehmomentsfluktuation ($N_Y(t)$), die unabhängig von optischen Eingängen ist. Diese Fluktuation kann durch eine tierfeste, O^0 -symmetrische (bezogen auf die Tierlängsachse) stochastische Funktion beschrieben werden. Es wird damit verhindert, daß reizunwirksame retinastabilisierte Bilder entstehen.

Diese drei Komponenten sind für die Rotationsbewegung um die Körperhochachse quantitativ in der "phänomenologischen Gleichung" beschrieben: (Poggio & Reichardt, 1973; Reichardt & Poggio, 1975).

$$\Theta \ddot{\psi} + k_{\psi} \dot{\psi} = N_Y(t) - D^*(\psi) - r_{\psi} \dot{\psi}$$

Die linke Seite der Gleichung beschreibt die Flugdynamik: Θ = Massenträgheit des Tieres bezüglich der Drehachse, k_{ψ} = Reibungskräfte.

Srinivasan & Bernard (1977) konnten zeigen, daß der optomotorische Anteil bei schnellen Bewegungen kleiner Objekte in strukturierter Umgebung unterdrückt werden kann, wodurch eine Folgereaktion =

pursuit-Reaktion möglich wird. Diese Reaktion unterscheidet sich durch charakteristische Eigenschaften von der optomotorischen Reaktion (kürzere Latenzzeit, größere Anstiegssteilheit der Reaktion).

Von Heisenberg und Wolf (1979) wurde neben der fovealen Fixation für *Drosophila* eine extrafoveale Fixation (beliebige Winkel zwischen Körperlängsachse und Muster werden stabil eingestellt) beschrieben. Gleiches konnte für die Fliege *Syrirta* (Land, 1975) und für den Kartoffelkäfer als laufendes Insekt (Kramer, in Vorb.) nachgewiesen werden.

Die Analyse von freien Flügen von *Syrirta* (Collett & Land, 1975) bezüglich der Rotation um die Körperhochachse und der translatorischen Freiheitsgrade ergab gegenüber dem stereotypen Verhalten von *Musca* bezüglich der Rotationsbewegung ein vielfältiges Repertoire von Verhaltensweisen. Da die Reaktion der Tiere trotz Kenntnis der sensorischen Eingänge nicht vorhersagbar war und die Reaktionen eine große Plastizität zeigten, wurde von Land die starre "sensory-input motor-output" Relation, wie sie der von Reichardt aufgestellte Algorithmus fordert, durch die Vorstellung eines "free-will" der Tiere erweitert (Land, 1977).

II. Methode

Für die Versuche mit *Lymantria dispar* wurde eine Situation gefordert, in der die Tiere ihre Fluggeschwindigkeit frei wählen können, Vortrieb und Luftwiderstand im Gleichgewicht und die optischen Eingänge hinsichtlich des Untergrundmusters bekannt sind. Die Lösung war eine kompensierende Flugmühle (Abb. M1), wodurch closed-loop Experimente möglich wurden und auch für das anemorezeptive System (Antennen) die Reizsituation des freien Fluges erhalten blieb.

Die Tiere wurden am unteren Ende eines (Balsaholz)-Pendels befestigt. Das Pendel seinerseits war an den Arm der Flugmühle so angehängt, daß die Drehachse des Pendels durch seinen Schwerpunkt lief (indifferentes Gleichgewicht). Weiterhin war die Geometrie des Pendels bezüglich des Drehpunkts symmetrisch. Luftwiderstands-

kräfte am Pendel selbst konnten somit die Fluggeschwindigkeit der Tiere nicht beeinflussen. Der durch den Vortrieb des Tieres entstehende Winkelausschlag des Pendels wurde fotoelektrisch gemessen und zum Nachführen des Flugmühlenarms benützt. Reibung und Massenträgheit der Apparatur wurden damit elektrisch kompensiert. Durch geeignete Wahl der Verstärkung des proportionalen und differenziellen Teils des PD-Reglers konnte der Ausschlag des Pendels bei einer maximalen Fluggeschwindigkeit der Tiere von ca. 4 m/sec auf ca. 5° begrenzt werden, ohne daß das System zur Oszillation neigte. Das Tier wurde mit dieser Anordnung auf eine Kreisbahn ($\varnothing$ 87 cm) gezwungen und bewegte sich in einem ringförmigen Flugkanal (Breite 33 cm). Die Flughöhe über dem Untergrundmuster betrug 17 cm. Das Untergrundmuster im Flugkanal wurde unabhängig von der Fluggeschwindigkeit des Tieres in Mit- und Gegenflugrichtung bewegt. Dabei erwies sich eine dreieckförmige, bzw. sinusförmige Modulation der Geschwindigkeit des Untergrundmusters als besonders günstig gegenüber konstant vorgegebener Mustergeschwindigkeit. Auf diese Weise konnte Mit- und Gegenwind in beliebig sich ändernder Stärke simuliert werden.

Die Begriffe der "Grundgeschwindigkeit" und der "Flugeigengeschwindigkeit", wie sie in der Bienenliteratur und auch in der Navigation verwendet werden, werden im folgenden Teil der Arbeit nicht benutzt, da sie nur geeignet sind, die bei Flügen über festem Untergrund auftretenden relativen Geschwindigkeiten zu bezeichnen. Da in meinen Versuchen das Untergrundmuster zusätzlich bewegt wurde, werden diese Begriffe unscharf und können zu Mißverständnissen führen.

Folgende Begriffe werden von mir verwendet und wie folgt definiert:

- Mustergeschwindigkeit, bzw. Geschwindigkeit des Untergrundmusters = Geschwindigkeit des Musters bezüglich eines raumfesten Koordinatensystems.
- Fluggeschwindigkeit des Tieres, bzw. absolute Fluggeschwindigkeit = Geschwindigkeit des Tieres bezüglich eines raumfesten Koordinatensystems.
- Überbodengeschwindigkeit, bzw. Relativgeschwindigkeit zwischen Muster und Tier = Geschwindigkeit des Tieres bezüglich eines

musterfesten Koordinatensystems.

- Minimal-, bzw. Maximalgeschwindigkeit = in den Versuchen aufgetretene geringste, bzw. höchste Fluggeschwindigkeit bezüglich eines raumfesten Koordinatensystems, bei denen im allgemeinen Umschaltung in eine andere Reaktionsweise erfolgt. Ob diese Grenzen flugphysikalische Ursachen haben oder vom Versuchstier aktiv gesetzte Sollwerte (Motivationsgrößen) sind, ist mit dem Versuchsmaterial nicht eindeutig zu entscheiden. Die häufig auftretenden Fluktuationen deuten jedoch auf eine aktive Leistung des Tieres hin.

Optische Reizsituation hinsichtlich des Untergrundes:

- Untergrund strukturlos: definierte optische Reize waren nicht vorhanden. Unvermeidliche Inhomogenitäten in der Apparatur hatten keinen meßbaren Einfluß auf das Flugverhalten.
- Untergrund strukturiert:
 - periodisches Streifenmuster, bestehend aus gleichartigen Streifenpaaren mit einer maximalen Periodenlänge (= Winkel, unter dem ein Streifenpaar vom Tier gesehen wird, wenn es sich direkt darüber befindet) der schwarz-weiß Periode von 33° .
 - Nicht-periodisches Streifenmuster, zusammengesetzt aus drei verschiedenartigen Streifenpaaren mit der maximalen Periodenlänge von 20° , 33° , 45° . Die Reihenfolge ist zufällig und wiederholt sich nach 56 Streifenpaaren.

Der maximale Winkel, unter dem die Musterelemente in Querrichtung, gegeben durch die Breite des ringförmigen Flugkanals, gesehen wurden, betrug 90° . In einem Teil der Versuche wurde über das Bodenmuster ein Wabengitter ($\emptyset$ und Höhe der Waben 5mm) gelegt. Dadurch wurde das Blickfeld, in dem das Muster sichtbar war, auf einen kreisförmigen Ausschnitt von 90° $\emptyset$ unterhalb des Tieres begrenzt. Um zu vermeiden, daß durch die bewegte Scheibe innerhalb des Flugkanals störende Luftbewegungen auftreten, wurde zwischen Flugkanal und Musterscheibe eine feststehende Glasscheibe angebracht. Der Flugkanal war beidseitig durch weiß gestrichene Wände begrenzt. Von oben wurde die Apparatur gleichmäßig mit 18 Leuchtstoffröhren,

deren Licht mit Hilfe einer opaken Plane diffus gemacht wurde, homogen beleuchtet (3-Phasen-Speisung, Intensitätsmodulation 3%, bei 300 Hz).

Die Fluggeschwindigkeit, sowie die Mustergeschwindigkeit, wurden über Tachometer gemessen und auf einem x,t-2-Kanalschreiber registriert. Mit Drehpotentiometern an Arm und Scheibe konnte zusätzlich die relative Winkelposition des Tieres bezüglich der Musterelemente erfaßt werden. Geschwindigkeit, Winkelposition und Pendelausschlag wurden in einzelnen repräsentativen Versuchen parallel auf einem Analogband (Philips) gespeichert. Nach Digitalisierung der Daten wurden sie mit dem Rechner (DEC, PDP 11) ausgewertet.

III. Vorbehandlung der Tiere

Einen Tag alten Männchen wurde eine 1 cm lange, dünne Insektennadel senkrecht auf den entschluppten Thorax geklebt (Pattex). Der Kopf der Tiere wurde für die Versuche nicht am Thorax fixiert. Nach einer mehrstündigen Erholungszeit wurden die Tiere mit der Nadel am Balsaholzpendel befestigt, wobei die Körperlängsachse horizontal und tangential zur kreisförmigen Flugbahn ausgerichtet wurde. Dadurch standen die Musterkanten senkrecht zur Körperlängsachse und besaßen keine Querkomponente der Bewegung. Die Flughöhe über dem Muster betrug 17 cm.

IV. Ergebnisse und Diskussionen

1. Flugverhalten bei simulierter Windstille:

Untergrund strukturlos oder strukturiert und fest

Über strukturlosem Untergrund wurden Flüge von einigen Minuten Dauer bis maximal 2 Std. registriert (Abb. M2). Die Flugdauer vom Start bis zur ersten Landung, gemessen an 15 Einzeltieren, betrug im Mittel 38 min. $\pm$ 9 min. und war nicht signifikant different zu Flügen über strukturiertem Untergrund (20 min. $\pm$ 3 min., gemessen an 11 Tieren). Die Flugbereitschaft ist offenbar unabhängig von der optischen Reizsituation.

Die mittlere Fluggeschwindigkeit über strukturlosem Untergrund, gemessen nach den jeweils ersten 5 min., betrug $2,3 \text{ m/sec} \pm 0,2 \text{ m/sec}$. Etwa der selbe Wert ergab sich bei strukturiertem Untergrund ($2,5 \text{ m/sec} \pm 0,2 \text{ m/sec}$). Bei einer Fluggeschwindigkeit von 2 m/sec und einer Flugzeit von 38 min., bzw. 20 min. (s.o.) wurde im Mittel eine Entfernung von 4,5 km, bzw. 2,4 km zurückgelegt. Der gemessene zweistündige Flug entspricht einer Strecke von 14,4 km. Es darf nicht übersehen werden, daß die Fluggeschwindigkeit in der Mühle nicht notwendigerweise der im freien Flug entspricht, da fixierte Tiere die Auftriebskräfte zur Kompensation des Eigengewichts nicht produzieren müssen. Der Flugkraftvektor, dessen horizontaler Anteil die Fluggeschwindigkeit bestimmt, könnte wegen der Aufhängung stärker geneigt werden, ohne den Absturz zu bewirken, als es im freien Flug möglich ist und theoretisch eine höhere Fluggeschwindigkeit ermöglichen. Ein Vergleich der Fluggeschwindigkeiten in der Flugmühle mit denen im freien Flug (Cameron, pers. Mitt., und eigene Beobachtungen) ergab jedoch eine weitgehende Übereinstimmung.

Die Fluggeschwindigkeit nahm im allgemeinen kontinuierlich über die Zeit ab (Abb. M2a; die in den Registrierungen auftretenden regelmäßigen Nadeln sind Meßmarken und geben die mittlere Fluggeschwindigkeit des vorangehenden Flugabschnitts an). Nach Erreichen einer Minimalgeschwindigkeit (ca. $1 - 1,5 \text{ m/sec}$) wurde der Flug eingestellt. Ein mit Hilfe des Tarsenreflexes (Fraenkel, 1932; Diakonoff, 1936) darauf neu gestartetes Tier beschleunigte in der Regel auf seine Anfangsgeschwindigkeit, von der aus die Reduktion der Fluggeschwindigkeit mit jedem Neustart zunehmend rascher erfolgte (Abb. M2b). Diese Reduktion scheint Ausdruck einer allmählichen Verringerung der Flugbereitschaft zu sein. Neben dieser langsamen Verringerung kommen auch schnelle Einbrüche der Fluggeschwindigkeit vor (Abb. M2b), die meist erst nach einer längeren Zeit mit rascher Beschleunigung wieder rückgängig gemacht werden. Dies läßt auf zwei Motivationen schließen: Die hohe Geschwindigkeit ($2,8 \text{ m/sec}$) auf Flug-, die niedrige ($1 - 1,5 \text{ m/sec}$), bei der das Tier die minimale Fluggeschwindigkeit beibehält - auf Landemotivation. Die rasche Rückbeschleunigung zur hohen Fluggeschwindigkeit stützt diese Vorstellung. Mit zunehmender Flugdauer wurden die Flugphasen zwischen

den Landephasen immer kürzer. Da das Tier, bedingt durch die Apparatur, nicht wirklich landen kann, wird der Flug durch Anlegen der Flügel beendet.

Der Übergang zur minimalen Geschwindigkeit - der Landeversuch - erfolgt bei Flügen über strukturiertem Untergrund in gleicher Weise (Abb. M3a), jedoch wird hier in vielen Fällen nach Erreichen der Minimalgeschwindigkeit die Motivation sofort wieder auf Flug umgeschaltet.

Sowohl bei Flügen in optisch reizfreier (reizarmer) Umgebung, als auch bei solchen über strukturiertem Untergrund, treten Beschleunigungsschübe (Abb. M2c und M3b) von etwa $3,2 \text{ m/sec}^2$ auf; der Geschwindigkeitszuwachs beträgt bis zu $0,5 \text{ m/sec}$. Sie sind besonders bei niedriger Fluggeschwindigkeit zu finden und sind die Folge eines abgebrochenen Landeversuchs.

2. Flugverhalten bei optisch simuliertem Wind:

Untergrund strukturiert und bewegt

Die Geschwindigkeit des Untergrundmusters - nicht periodisches oder periodisches Muster - wurde im Bereich von $0 - 4 \text{ m/sec}$ dreieckförmig moduliert. Die Periodendauer der dreieckförmigen Geschwindigkeitsmodulation wurde variiert; sie lag in den meisten Versuchen bei 160 sec .

Die Reaktion von *Lymantria dispar* entsprach in dieser Situation nicht der Erwartung gemäß dem stereotypen Verhalten von *Musca* in Drehtrommelversuchen (Reichardt & Poggio, 1976). Aus den Registrierungen ergab sich, daß die Falter auf mindestens fünf verschiedene Weisen auf die Bewegung des Untergrundmusters reagieren können (siehe Abs. 2.1.-2.5.). Diese Reaktionen werden bei bewegtem, aber unbeschleunigtem Untergrundmuster über längere Zeit beibehalten; bei dreieckförmiger Beschleunigung lösen sie sich in charakteristischer Weise ab. Das Auftreten dieser Reaktionen wird sowohl durch äußere Bedingungen - insbesondere die Absolutgeschwindigkeit des Untergrundmusters - möglicherweise aber auch durch innere Faktoren - die genannten Motivationen - bestimmt (siehe Definition von Minimal- und

Maximalgeschwindigkeit).

2.1. Mittlere Überbodengeschwindigkeit gleich Null

Die Fluggeschwindigkeit wird vom Tier der Untergrundgeschwindigkeit so angepaßt, daß keine Relativgeschwindigkeit zwischen Muster und Tier besteht (Abb. M4). Diese Reaktion scheint der Einleitung des Landevorgangs im freien Flug zu entsprechen - im folgenden wird sie daher kurz als "Landeverhalten" bezeichnet -, da gleiche Verhaltensweisen der Tiere im freien Flug und in der Mühle, insbesondere bei geringen Absolutgeschwindigkeiten, beobachtet werden konnten; die in normaler Flughaltung dicht an den Thorax angezogenen Beine wurden nach seitlich unten abgespreizt und führten Greifbewegungen durch; das in Flughaltung gestreckte Abdomen wurde nach unten gekrümmt; die Flügelschlagamplitude wurde verringert. Das Landeverhalten ist mit der tracking-Reaktion, beschrieben für Rotationsbewegungen, vergleichbar und mit der phänomenologischen Gleichung von Reichardt für Rotationsbewegungen erklärbar, bei der Annahme einer funktionellen Fovea im unteren Augenbereich.

Jedoch trat während des Landeverhaltens kein meßbarer, von der Fluggeschwindigkeit abhängiger Schlupf zwischen Muster und Tier auf, wie er bei einer essentiellen Beteiligung des optomotorischen Anteils der phänomenologischen Gleichung zu erwarten gewesen wäre. Dies ist in Übereinstimmung mit Ergebnissen zur Kompensation von Rotationsbewegungen aus Laufversuchen mit *Tenebrio molitor* (Varju, 1975), aus Flugversuchen mit *Calliphora* (Land, 1973), mit *Schistocerca gregaria* (Baker, 1979), wonach sich die tracking-Reaktion allein durch den positionsabhängigen Anteil dieser Gleichung erklären läßt (Varju, 1975). Dies steht jedoch im Gegensatz zu Ergebnissen zur Kompensation von Rotationsbewegungen im Flug bei *Musca* (Virsik & Reichardt, 1976) und *Syricta* (Collett & Land, 1975), wo sich im closed-loop Experiment ein von der Mustergeschwindigkeit abhängiger Schlupf ergab; Horridge & Sandemann (1964) konnten für die Krabbe *Carcinus* in vergleichbaren Experimenten einen Verstärkungsfaktor von 0,9 bestimmen. Bei direkter Beobachtung der Schwammspinner während des Landeverhaltens fiel ein mit *Tenebrio*, *Calli-*

phora und Schistocerca vergleichbares Verhalten auf: Das Tier hielt seine Position relativ zum Muster konstant - mittlere Geschwindigkeit zwischen Tier und Muster gleich Null -; dieses Verhalten wurde unterbrochen durch plötzliche, schnelle Positionsänderungen, die sich in den Registrierungen im Auftreten größerer Geschwindigkeitsdifferenzen zwischen Muster und Tier äußern. Die Häufigkeit dieser raschen Positionsänderungen nahm jedoch bei *Lymantria*, im Gegensatz zu den Ergebnissen mit *Tenebrio*, offensichtlich nicht mit zunehmender Mustergeschwindigkeit zu (siehe auch Abb. M17, wo gerade im Bereich hoher Mustergeschwindigkeiten die Relativgeschwindigkeit besonders gut auf Null geregelt wird).

Es ist nach diesen Versuchsergebnissen anzunehmen, daß das Landeverhalten (die tracking-Reaktion) auch bei fliegenden Tieren einem "dynamischen Fixationsvorgang" (Varju, 1975) entspricht, der im wesentlichen durch den positionsabhängigen Anteil der phänomenologischen Gleichung erklärbar ist. Ob zusätzlich eine optomotorische Komponente der Reaktion, die durch die Positionsänderungen des Tieres relativ zum Muster auftreten, vorhanden ist - sie würde den dynamischen Fixationsprozess unterstützen -, läßt sich mit dem vorliegenden Datenmaterial nicht entscheiden.

Das Landeverhalten tritt, offenbar je nach Lage der minimalen, bzw. maximalen Geschwindigkeitsgrenzen, im ganzen Bereich der Mustergeschwindigkeit zwischen 0 und 4 m/sec auf, oder nur in bestimmten Teilbereichen davon. Im ersten Fall, der demnach bei sehr niedriger Lage der minimalen Geschwindigkeitsgrenze (des aktiv gesetzten Sollwertes) auftritt, überholt das Tier das Bodenmuster allerdings bei extrem niedriger Mustergeschwindigkeit, offenbar weil die Aufhängung in der Apparatur geringere Fluggeschwindigkeiten nicht erlaubt. Unter natürlichen Bedingungen wäre das Tier bereits gelandet. Aufgrund der Aufhängung wird dies verhindert. Das Tier produziert noch minimalen Vortrieb, da der Flugmotor aufgrund des fehlenden Tarsenkontakts nicht abgeschaltet wird. Dabei ging häufig das Flügelschlagen in ein Flügelvibriieren über. In anderen Fällen wurde das Fliegen insbesondere nach langer Versuchsdauer dennoch eingestellt. Das Landeverhalten wurde maximal über 29 Perioden mit einer Gesamtdauer von 80 min. registriert. Das entspricht bei einer mitt-

leren Fluggeschwindigkeit von 2 m/sec einer Flugstrecke von 9,6 km.

Im zweiten Fall, der demnach bei höherer minimaler Geschwindigkeitsgrenze (höherem aktiv gesetzten Sollwert) auftritt, wird das Landeverhalten nur in einem begrenzten Geschwindigkeitsbereich beibehalten, der im allgemeinen durch eine Minimalgeschwindigkeit von ca. 2 - 3 m/sec und eine Maximalgeschwindigkeit von ca. 4 m/sec begrenzt wird. Da diese minimale Geschwindigkeitsgrenze von 2 - 3 m/sec der Fluggeschwindigkeit über festem Untergrundmuster bei Flugmotivation entspricht, ist dieser Wert offensichtlich durch tierinterne Regelmechanismen bedingt und nicht durch physikalische Grenzen. Eine Erklärung dafür ergibt sich aus dem in Kapitel IV.5. vorgeschlagenen Wirkungsgefüge über die Regulation der Fluggeschwindigkeit. Die maximale Fluggeschwindigkeit scheint durch den in dieser Versuchsanordnung in natürlicher Weise wirkenden Luftwiderstand bestimmt zu sein. (Minimal- und Maximalgeschwindigkeit unterliegen inter-individuellen Schwankungen und nehmen zusätzlich mit der Versuchsdauer ab - vgl. Abs. IV.1. -).

Beim Überschreiten der Geschwindigkeitsgrenze geht das Landeverhalten im allgemeinen in eine der weiter unten beschriebenen Reaktionen über. Gelegentlich, besonders aber nach langer Versuchsdauer, können diese Reaktionen ausbleiben. Der Landevorgang geht dann in eine für jeden Versuch charakteristische, vom Muster unbeeinflusste Absolutgeschwindigkeit über.

2.2. Mittlere Überbodengeschwindigkeit konstant, aber größer als Null

Dieses, als "Sollwertfliegen" bezeichnete Verhalten ist durch eine konstante Relativgeschwindigkeit zwischen Tier und Muster ausgezeichnet, die in einem weiten Bereich unabhängig von der Absolutgeschwindigkeit ist (Abb. M5 gibt zwei Beispiele, gemessen an verschiedenen Individuen). Die Relativgeschwindigkeit lag in den meisten Fällen zwischen 2 und 3 m/sec und entspricht der Fluggeschwindigkeit bei ruhendem Muster und hoher Flugmotivation. Änderungen der Mustergeschwindigkeit wurden meist ohne meßbaren

Schlupf kompensiert (Abb. M6a im Bereich abnehmender Mustergeschwindigkeit), gelegentlich sogar überkompensiert (Abb. M6b und M5).

Sollwertflug mit konstanter Überbodengeschwindigkeit erfolgt bis zum Erreichen der minimalen Fluggeschwindigkeit; bei weiterer Verringerung der Mustergeschwindigkeit wird diese Minimalgeschwindigkeit beibehalten, bis bei Beschleunigung des Musters die Relativgeschwindigkeit wieder dem Sollwert entspricht (Abb. M7). Beim Erreichen der maximalen Fluggeschwindigkeit geht das Sollwertfliegen nach Durchlaufen einer charakteristischen Übergangsphase (siehe Abs. 2.5.) in Landeverhalten über.

Das Verhalten der Tiere beim Sollwertfliegen läßt auf Flugstimmung schließen: Die Beine sind dicht an den Thorax angezogen, das Abdomen ist gestreckt, die Antennen werden steil nach vorn zusammengekommen. Wird während einer solchen Flugphase der Führungsarm der Flugmühle angehalten und den Tieren Tarsenkontakt geboten, so wird im Regelfall der Kontakt vom Tier aktiv unterbrochen.

2.3. Mittlere Überbodengeschwindigkeit größer als Null, aber nicht konstant

Diese Reaktion ist der vorigen verwandt, jedoch verringert sich hier die Relativgeschwindigkeit bei zunehmender Absolutgeschwindigkeit, während sie beim vorangehenden absteigenden Teil konstant war (Abb. M8a). Sie kann jedoch bereits bei fallender Mustergeschwindigkeit und Annäherung der Fluggeschwindigkeit an die Minimalgeschwindigkeit deutlich auftreten. Im allgemeinen erfolgt dabei nicht der Übergang vom Flügelschlagen zum Flügelvibrieren (Abb. M8b). Diese Reaktion zeigt im Gegensatz zur vorhergenannten Reaktion Eigenschaften, die für proportionale Regelung mit geringem Verstärkungsfaktor typisch sind.

2.4. Mittlere Überbodengeschwindigkeit konstant, aber kleiner als Null

In einzelnen Fällen konnte eine negative, konstante Relativge-

schwindigkeit zwischen Muster und Tier beobachtet werden (Abb. M9). Das Tier hing um einen konstanten Betrag der Mustergeschwindigkeit nach, d.h. es wurde mit konstanter Geschwindigkeit vom Muster überholt. Dieser "negative Sollwert" lag meistens in der Größenordnung von ca. 0,5 m/sec und war also wesentlich geringer als der positive Sollwert (2 - 3 m/sec).

2.5. Änderung der Mustergeschwindigkeit verursacht gegensinnige Änderung der Fluggeschwindigkeit

Diese Reaktion setzt im allgemeinen dann ein, wenn die absolute Geschwindigkeit den minimalen oder maximalen Grenzwert erreicht hat. Sie bildet im allgemeinen den Übergang zwischen den stabilen Zuständen des Sollwertfliegens und des Landeverhaltens und wird deshalb im folgenden als "Übergangsphase" bezeichnet. Die Übergangsphase kann auf zwei unterschiedliche Arten durchlaufen werden:

- a. Durch schnelle Beschleunigungsschübe (Abb. M10). In diesem Fall ist sie aus einzelnen Beschleunigungsschritten zusammengesetzt, wobei die Beschleunigungswerte für jeden Einzelschritt annähernd gleich sind und im Bereich von $3,2 \text{ m/sec}^2$ liegen.
- b. Durch "inverses Fliegen" (Abb. M5, M11). Die Änderung der Mustergeschwindigkeit wird vom Tier in eine gegensinnige, annähernd gleich große Änderung der Fluggeschwindigkeit umgesetzt. Ein beispielsweise Sollwert fliegendes Tier beantwortet eine weitere Steigerung der Mustergeschwindigkeit nicht mehr in einer entsprechenden Erhöhung der Fluggeschwindigkeit, sondern mit einer Verringerung, deren Größe der eigentlich nötigen Erhöhung ungefähr entspricht. Diese Reaktion hält an, bis die Relativgeschwindigkeit etwa Null geworden ist, worauf das Tier in Landeverhalten übergeht und jetzt dieses Verhalten beibehält, bis wiederum der obere Geschwindigkeits-Grenzwert erreicht ist und erneut in inverses Fliegen übergeht (Abb. M10, M12). Entsprechendes geschieht, wenn bei Landeverhalten und sinkender Mustergeschwindigkeit die untere Grenzgeschwindigkeit erreicht wird, nur akzeleriert das Tier hier entsprechend der eigentlich nötigen Dezeleration (Abb. M11).

Die Invertierung weist im allgemeinen wie das Sollwertfliegen Unter- und Überkompensation auf. Der Verstärkungsfaktor liegt somit in der Nähe von -1.

Schnelle Beschleunigungsschübe und inverses Fliegen können in den Übergangsphasen gemeinsam auftreten (Abb. M11, M13).

Die Übergangsphase wird beim Verlassen des Landeverhaltens erst durch eine relativ große Abweichung von 0,5 m/sec vom Sollwert Null eingeleitet (Abb. M10, M11). Der Fehler kann nicht mehr kompensiert werden, weil die Minimalgeschwindigkeit fast erreicht ist. Dieser Fehler ist ein Ausdruck für die "Energie", die zur Überwindung des Potentialwalls des positionsabhängigen Anteils der Reichardtschen Gleichung nötig ist.

Sind Landeverhalten, Sollwertfliegen und Übergangsphase deutlich ausgebildet, so ergeben sich Sequenzen mit klar abgesetzten, von der Geschwindigkeit des Musters abhängigen Verhaltensweisen wie in Abb. M5, M11, M13. Fehlen einzelne Phasen (wie z.B. Sollwertfliegen) so ergeben sich weniger klare Sequenzen: Wird die Mustergeschwindigkeit für eine bestimmte Reaktion (meist Landeverhalten) zu groß oder zu klein, wechselt das Tier nicht in ein anderes mustergeschwindigkeitsabhängiges Verhalten über, sondern hält eine konstante Absolutgeschwindigkeit ein. Der Übergang dahin kann sprunghaft oder durch allmähliches "Hinkriechen" erfolgen. Diese konstante Absolutgeschwindigkeit kann der minimalen, maximalen oder aber einer dazwischen liegenden Geschwindigkeit entsprechen (Abb. 14). Mit zunehmender Versuchsdauer steigt die Neigung zum Ausfall von Reaktionsweisen, dies trifft besonders für das Sollwertfliegen zu. Verbunden mit dieser Neigung ist ein Absinken der Maximal- und Minimalgeschwindigkeit (Abb. M14c). Ein einfaches Beispiel ist in Abb. M15 wiedergegeben: Die Mustergeschwindigkeit wurde sinusförmig im Bereich von 0,6 m/sec und 3,0 m/sec moduliert. In den ersten 6 1/2 min. nach Versuchsbeginn war das Muster ohne Einfluß auf die Fluggeschwindigkeit, die mit ungef. 3 m/sec am oberen Grenzwert lag (CF). Nach dieser Zeit wurde ein kurzer Landeversuch durchgeführt, wobei die absolute Fluggeschwindigkeit auf 2,3 m/sec reduziert wurde. Die folgende inverse Beschleunigung führte auf einen Sollwert

von 1,4 m/sec, der nachfolgend annähernd konstant gehalten wurde (S) und in Landeverhalten (L), das über weitere 7 1/2 min. beibehalten wurde.

3. Saccadische Geschwindigkeitsänderungen

Die Fluggeschwindigkeit der Tiere ist selbst bei Flügen über unstrukturiertem, bzw. strukturiertem, aber festem Untergrund nicht absolut konstant. Neben einer allmählichen Reduktion, die auf eine allmähliche Verringerung der Flugbereitschaft zurückzuführen ist, finden sich aktive, relativ langsame Geschwindigkeitsmodulationen. Außerdem sind rasche und betragsmäßig große Geschwindigkeitssprünge auffällig. Sie kommen einzeln oder in Serien vor (Abb. M2c und M3b). Gleichartige Geschwindigkeitssprünge treten auch in allen Verhaltensphasen bei modulierter Untergrundgeschwindigkeit auf. Die Beschleunigungswerte dieser Geschwindigkeitssprünge liegen bei $3,2 \text{ m/sec}^2$ und haben interindividuell nur geringe Variabilität. Die resultierenden Geschwindigkeitsänderungen jedoch können sehr unterschiedlich groß sein. Geschwindigkeitssprünge im Bereich von $0,3 - 0,5 \text{ m/sec}$ sind häufig, als Extremwert wurde $0,58 \text{ m/sec}$ gemessen. Die Verzögerungswerte sind im allgemeinen geringer und betragen normalerweise ca. $1,2 \text{ m/sec}^2$, jedoch kommen auch Werte bis zu 3 m/sec^2 vor. Demgegenüber erreicht die langsame Geschwindigkeitsmodulation bei großer Variabilität nur Beschleunigungs- bzw. Verzögerungswerte bis ca. $0,2 \text{ m/sec}^2$. Sie zeigen auch bezüglich der resultierenden Geschwindigkeitsänderungen große Unterschiede. Abb. 16 ermöglicht einen Vergleich der beiden Typen der Geschwindigkeitsfluktuationen.

Die Konstanz der Beschleunigungswerte bei Geschwindigkeitssprüngen und ihr betragsmäßig hoher Wert legen einen Vergleich mit saccadischen Augenbewegungen bei Vertebraten (Young & Stark, 1963; Vossius & Werner, 1969) nahe und werden auch hier aufgrund der qualitativen Übereinstimmungen als Saccaden bezeichnet. Saccadische Bewegungen wurden für Insekten bereits für Libellen (Kirmse & Lässig, 1971), Calliphora (Land, 1973, 1975) und für Syritta (Collett & Land, 1975) für die Rotationsbewegung beschrieben. Besteht bei Vertebraten die Saccade in einer raschen Bewegung des Augapfels relativ zum Kopf, so besteht sie bei Insekten in einer entsprechenden Bewegung des

ganzen Kopfes relativ zum Rumpf (Libellen, Calliphora) oder des gesamten Tieres (Syritta).

Die Häufigkeit des Auftretens von Saccaden zeigt große interindividuelle Unterschiede (Abb. M16); langsame und saccadische Beschleunigung kommen im allgemeinen in raschem Wechsel bei einem Tier gemeinsam vor (Abb. M16b und M17a). Ein Vergleich von Abb. M17b mit M17c zeigt, daß Saccaden nicht allein durch die jeweilige Geschwindigkeitsdifferenz zwischen Tier und Muster ausgelöst werden, da eine ähnliche Geschwindigkeitsdifferenz, die z.B. während des Landeverhaltens auftritt, sowohl durch eine langsame, als auch durch eine saccadische Beschleunigung korrigiert werden kann. Dafür spricht auch, daß Saccaden auch bei sehr kleinen Geschwindigkeitsdifferenzen auftreten (Abb. M18). Ob die momentane Position eines Musterelements in Bezug auf die Fovea während eines Fixationsprozesses ebenfalls Saccaden auslösen kann, kann lediglich aufgrund von Versuchen, in denen Einzelstreifen geboten wurden, wahrscheinlich gemacht werden, da die bisherige Versuchsanordnung die Bestimmung der Musterposition mit hinreichender Genauigkeit nicht erlaubt.

Auch bei bewegtem Muster kommen Saccaden einzeln (Abb. M19a), in Sequenz (Abb. M19b) oder unmittelbar aufeinanderfolgend vor (Abb. M 19c). Das unmittelbare Aufeinanderfolgen zweier Saccaden im letztgenannten Fall (Abb. M19c) spricht dafür, daß es sich hier um die größtmögliche Saccadenamplitude handelt. Im allgemeinen schließt an eine Saccade eine langsame Korrektur der Geschwindigkeitsdifferenz an. Bei unmittelbar aufeinanderfolgenden Saccaden handelt es sich möglicherweise um Korrektursaccaden wie bei Vertebraten.

In Abb. M20 treten als Antwort auf rasche sinusförmige Wechsel der Untergrundgeschwindigkeit (0,09 - 0,24 Hz) Beschleunigungs-saccaden in rascher Folge auf. Es finden sich aber auch ebenso starke Verzögerungsphasen; sie werden daher als verzögernde Saccaden bezeichnet. Den Daten läßt sich bisher nicht mit Sicherheit entnehmen, ob eine Proportionalität zwischen der Saccadengröße und der sie verursachenden Größe besteht.

Saccaden werden sowohl in den Landephassen, aber auch beim Sollwertfliegen (Abb. M3, M4b, M13) und in den Übergangsphasen bei inversem Fliegen (Abb. M3, M4b) angetroffen. Die durch schnelle Beschleunigung gekennzeichnete Übergangsphase (Abb. M11, M13) zwischen Landephase und Sollwertfliegen besteht vollständig aus solchen Saccaden.

Neben dem spontanen Auftreten von Saccaden (bei Flügen über homogenem Untergrund), dienen diese auch als Mittel zur Anpassung der Fluggeschwindigkeit an die Überbodengeschwindigkeit. Es spricht vieles dafür, daß sie sowohl durch den positionsabhängigen, als auch durch den geschwindigkeitsabhängigen Anteil ausgelöst werden können. Für das letztere spricht ihr Auftreten während des Sollwertfliegens, wo keine definierten Positionen des Musterbildes auf der Retina auftreten. Für die Auslösung durch den positionsabhängigen Anteil spricht, daß während des Landeverhaltens einerseits bei gleichen Relativgeschwindigkeiten langsame und saccadische Korrektur möglich ist, andererseits, daß auch bei sehr kleinen Relativgeschwindigkeiten Saccaden ausgelöst werden.

4. Einfluß der Antennen auf die Kontrolle der Fluggeschwindigkeit

Der Einfluß des anemorezeptiven Systems (siehe Abs. C III. 1. und C III. 2.4.) auf das Flugverhalten wurde mit antennenamputierten Tieren untersucht. Die Antennen wurden oberhalb der basalen Segmente (Scapus und Pedicellus) amputiert und die Wunde mit Bienenwachs so verklebt, daß auch die Böhmschen Rezeptorfelder (C III. 3.4.) ausgeschaltet wurden. Antennenamputierte Tiere zeigten, verglichen mit intakten Tieren, qualitativ unveränderte Reaktionen. Auch quantitativ war keine Veränderung offensichtlich, jedoch war ein direkter Vergleich schwierig: Wurden die Antennen nach einem Kontrollflug amputiert, ohne dazu die Tiere aus der Flugmühle zu entfernen, so wurde im allgemeinen der Flug nach kurzer Zeit eingestellt. Erst nach einer Erholungszeit von mehreren Stunden konnten lange Flüge registriert werden. Damit ist jedoch ein direkter Vergleich am Einzeltier nicht möglich, da die Flugbereitschaft selbst zeitlichen Schwankungen unterliegt. Im allgemeinen wurden jedoch für intakte und antennenamputierte Tiere gleiche Reak-

tionsfolgen gefunden. Die Bedeutung der Antennen für die Flugeschwindigkeitskontrolle ist somit bei optisch intakten Schwammspin-
nern, wenn überhaupt vorhanden, gering. In Versuchen von Gewecke
(1975, 1977) an *Locusta* ergab sich demgegenüber bei visueller open-
loop Situation ein hemmender Einfluß der Antennen auf die Fluges-
chwindigkeit.

5. Welcher Augenbereich ist bei der optischen Kontrolle der Über-
bodengeschwindigkeit ausschlaggebend beteiligt?

Für Vertreter verschiedener Insektenklassen konnte eine funktionel-
le Inhomogenität des Insektenauges nachgewiesen werden. Am weitrei-
chendsten wurde diesbezüglich das Auge von *Musca* untersucht. Fixa-
tion und tracking eines vertikalen Streifens erfolgen über eine
Fovea, die im vorderen Sehbereich des Auges (im Bereich des binoku-
laren Sehens) zu finden ist (Reichardt & Poggio, 1976). Horizontale
Streifen werden in einem vorderen Sehbereich, ca. 15° unterhalb der
Äquatorlinie, die den oberen und unteren Augenbereich trennt, stabi-
lisiert. Dieser Augenbereich stellt ebenfalls eine Fovea dar (Wehr-
hahn, 1978). Zusätzlich ist bezüglich der vorhandenen Foveae ein
Sexualdimorphismus gegeben: Männliche Tiere besitzen in der oberen
Augenhälfte eine Fovea, welche die pursuit-Reaktion gegenüber weib-
lichen Tieren ermöglicht. Für *Calliphora* wurde die Fovea, welche die
Fixationsreaktion ermöglicht, im Bereich des monokularen Sehens
(weiter lateral gelegen als bei *Musca*) nachgewiesen (Horn & Fischer,
1978).

Der Augenbereich, der bei der optischen Kontrolle translatorischer
Überbodenbewegungen ausschlaggebend ist, läßt sich einerseits auf-
grund der geometrischen Beziehungen zwischen Tier und Musterelement,
andererseits aufgrund von Versuchsergebnissen, eingrenzen. Für die
Abhängigkeit zwischen Blickwinkel β und der horizontalen Komponen-
te s der Entfernung zwischen Tier und Musterelement gilt:

$$\beta = \arctan \frac{s}{h}$$

β = Winkel zwischen Sehstrahl Tier- Musterelement und Tier-Muster-
punkt unterhalb des Tieres; h = Flughöhe über dem Untergrundmuster.

Der Blickwinkel muß sein:

- kleiner als 90° : $\beta = 90^\circ$ ist bei unendlicher Entfernung zu Musterelementen am Boden gegeben. Damit scheiden Augenbereiche oberhalb des Äquators und im Äquatorbereich aus.
- Kleiner als 81° : Aufgrund der Geometrie der Mühle (Krümmung der Bahn) waren die Musterelemente nur bei Blickwinkeln unterhalb 81° sichtbar (Bahnradius 87 cm, Flugkanalbreite 33 cm, Flughöhe 17 cm).
- Kleiner als 45° : In den Versuchen, bei denen mit Hilfe eines Wabengitters das Blickfeld, in dem das Muster sichtbar war, auf einen kreisförmigen Ausschnitt von 90° $\varnothing$ begrenzt wurde, konnte im Vergleich mit solchen ohne Wabengitter qualitativ und quantitativ kein Unterschied in den Flugreaktionen festgestellt werden.

Es wurde versucht, das Zentrum des verantwortlichen Augenbereichs durch die Registrierung der relativen Winkelposition des Tieres bezüglich der Musterelemente und der lokomotorischen Reaktion noch weiter einzugrenzen, jedoch war die Streuung dieses Wertes, verursacht durch die regelbedingten Fluktuationen der Fluggeschwindigkeit, so groß, daß diese Art der Auswertung keine weitere Einengung ergab.

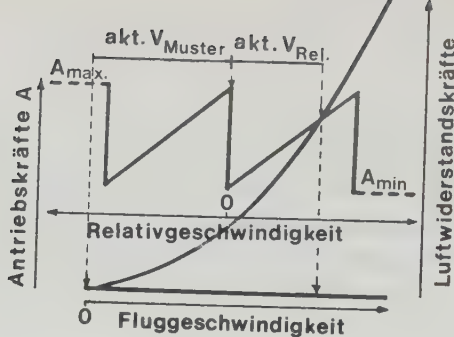
Es ist daher für das Auge von *Lymantria dispar* eine Fovea - oder Pseudofovea - im Blickwinkelbereich von $0^\circ - \pm 45^\circ$ zu fordern. Diese ist mit Sicherheit verschieden von den Foveae, die bei *Musca* für die Fixations- bzw. tracking-Reaktion und pursuit-Reaktion verantwortlich sind.

Versuche mit *Drosophila* (David, 1979) ergaben, daß latero-ventral gelegene Augenbereiche (in einem Blickwinkelbereich von $60^\circ - 68^\circ$) wesentlich größeren Einfluß bei der Kontrolle der Fluggeschwindigkeit besitzen, als ventrale Augenbereiche, die einen Blickwinkelbereich von $0^\circ - \pm 26^\circ$ umfassen. Bei *L. dispar* wurde die Lage der Fovea bezüglich der Körperlängsachse des Tieres eingegrenzt. Ob es sich dabei um eine binokulare Fovea direkt unter dem Tier handelt, oder um zwei weiter lateral gelegene monokulare, wie bei *Drosophila*, wurde nicht untersucht.

6. Die Ergebnisse in regelungstechnischer Sicht

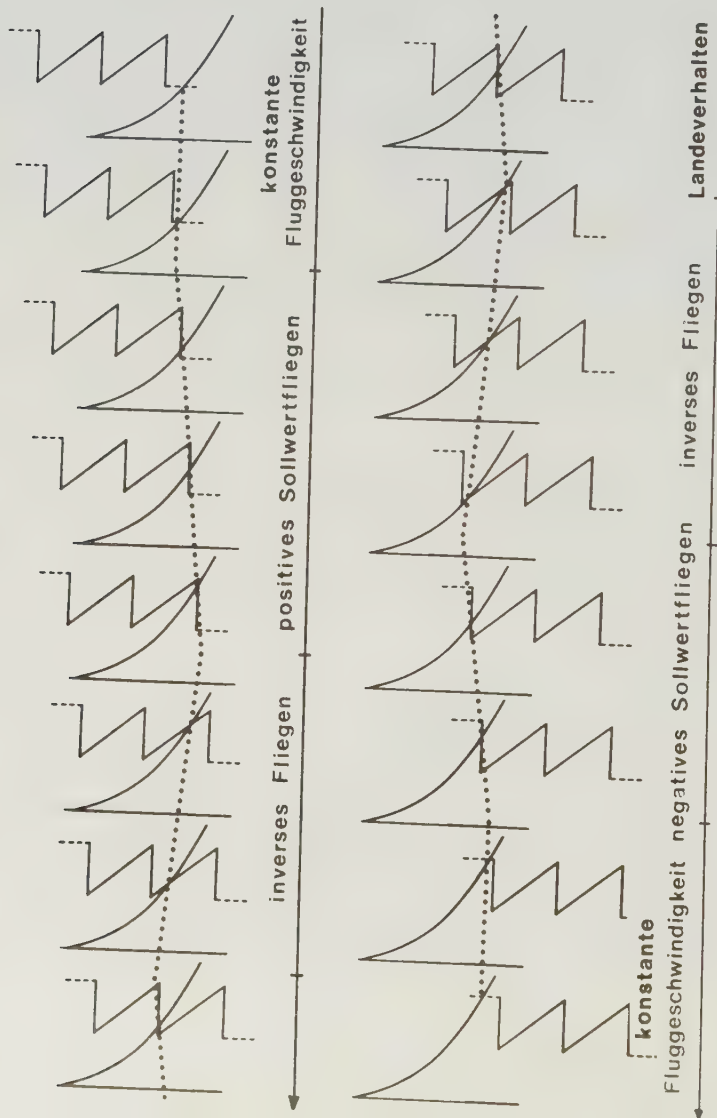
Die Reaktionen von *Lymantria dispar* auf die Bewegung des Untergrundmusters lassen drei stabile Flugzustände erkennen: Landeverhalten, positives und negatives Sollwertfliegen. Regelungstechnisch betrachtet müssen im stabilen Zustand zu jedem Zeitpunkt die antreibenden Kräfte und die bremsenden Kräfte die Summe Null ergeben. Die Abhängigkeit der antreibenden Kräfte von der Relativgeschwindigkeit muß so beschaffen sein, daß sich in Wechselwirkung mit den bremsenden Kräften drei stabile Schnittpunkte (Nullstellen) bilden können. Die Steilheit in diesen Schnittpunkten muß groß sein, da beim Landeverhalten und beim Sollwertfliegen eine hohe Güte der Regelung vorliegt (Verstärkungsfaktor in der Nähe + 1). Da der Übergang zwischen Landeverhalten und Sollwertfliegen durch inverses Fliegen ebenfalls in jedem Moment eine deutliche Abhängigkeit von der jeweiligen Mustergeschwindigkeit zeigt, ist der Übergang von einer Nullstelle zur anderen nicht sprunghaft, sondern gleitend und geregelt.

In der folgenden Textabbildung 1 sind die Zusammenhänge zwischen den antreibenden und den bremsenden Kräften grafisch dargestellt. Ausgangspunkt ist die Annahme, daß die antreibenden Kräfte von der Relativgeschwindigkeit des Tieres entsprechend der abgebildeten Kennlinie abhängig sind und die bremsenden Kräfte quadratisch von den Luftwiderstandskräften. Die Lage des Schnittpunktes bleibt bei Variation der Mustergeschwindigkeit (= Windgeschwindigkeit) bei drei diskreten Relativgeschwindigkeiten (negatives Sollwertfliegen, Landeverhalten, positives Sollwertfliegen) über einen weiten Bereich der Fluggeschwindigkeit konstant, weil sich in diesen Bereichen der Schnittpunkt nur parallel zur Ordinate bewegt. Wird bei dieser Variation der Mustergeschwindigkeit der maximal oder minimal mögliche Antrieb, der vom Tier erzeugt werden kann, über- bzw. unterschritten, so beginnt der Schnittpunkt auch entlang der Abszisse zu wandern und zwar in entgegengesetzter Richtung und schneller als es der Änderung der Mustergeschwindigkeit entspricht. Dies bewirkt, daß z.B. bei Erhöhung der Mustergeschwindigkeit sowohl eine Reduktion der Fluggeschwindigkeit, als auch eine Reduktion der Relativgeschwindigkeit zwischen Muster und Tier auftritt, die jedoch größer ist, als



Textabb. 1 Wechselwirkung zwischen Antriebs- und Luftwiderstandskräften bei Modulation der Mustergeschwindigkeit.

akt.V_{Muster} = zum Zeitpunkt t aktuelle Mustergeschwindigkeit; akt.V_{Rel.} = zum Zeitpunkt t aktuelle Relativgeschwindigkeit.

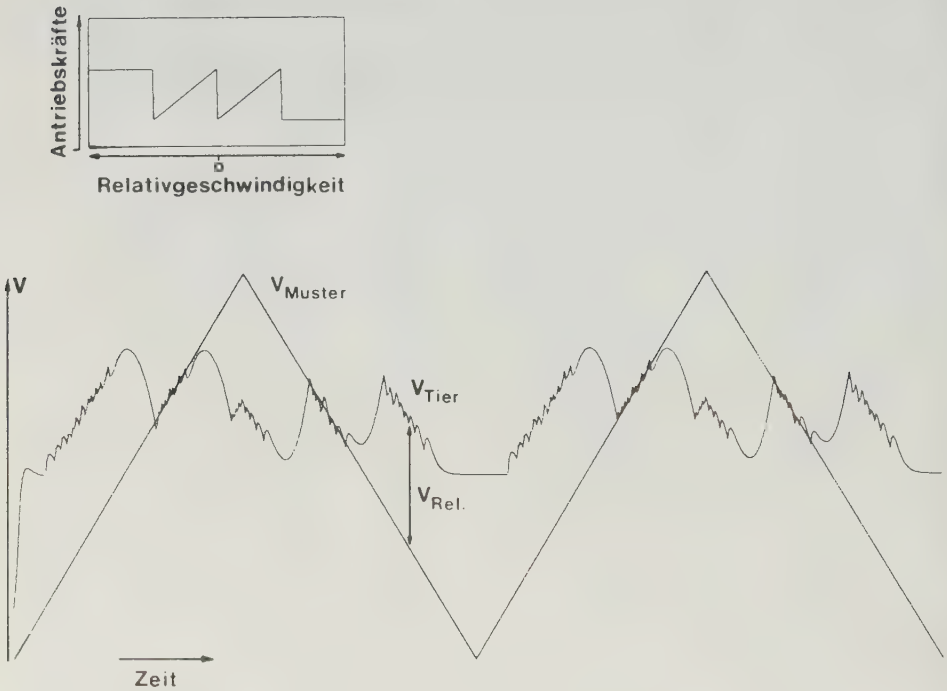


es der Erhöhung der Mustergeschwindigkeit entspricht (inverses Fliegen).

Aus Textabbildung 1 ist die Auswirkung, die eine schrittweise Erhöhung der Mustergeschwindigkeit auf die Relativgeschwindigkeit und Fluggeschwindigkeit hat, ablesbar. Die Kennlinie für die Antriebskräfte muß dazu schrittweise relativ zur Kennlinie für die Luftwiderstandskräfte entlang der Abszisse verschoben werden.

Als Gegenprobe für die richtige Aufstellung der Kennlinien für die antreibenden und die bremsenden Kräfte wurden die Wechselwirkungen zwischen diesen Kräften bei einer den Versuchen entsprechenden dreieckförmigen Modulation der Mustergeschwindigkeit im Computer simuliert. In diesen Computersimulationen ergaben sich auch wirklich die Reaktionssequenzen, die den Originalflügen entsprechen (siehe Textabbildung 2). Die freien Parameter, besonders der Kennlinie für die antreibenden Kräfte, wurden dabei angepaßt (Einsatzbild in Textabbildung 2). Durch Änderung der Parameter konnten fast alle in Abs. IV.2. beschriebenen Reaktionsweisen simuliert werden. Die Parameter sind relativ unkritisch; es muß nur, um inverses Fliegen zu simulieren, dafür Sorge getragen werden, daß die Steigung der Antriebskräfte in diesen Bereichen geringer ist, als die Steigung der Luftwiderstandskräfte. Ist dies nicht der Fall, so ergeben sich in diesen Übergangsbereichen zwischen den stabilen Nullstellen keine Schnittpunkte zwischen den beiden Kennlinien. Der Übergang zwischen Landeverhalten und Sollwertfliegen erfolgt dann sprunghaft. In dieser Bedingung kann eine Erklärung für den, in den Originalflügen auftretenden saccadischen Übergang zwischen Landeverhalten und Sollwertfliegen gesehen werden.

Die Abhängigkeit der Antriebskräfte von der Relativgeschwindigkeit (siehe Einsatzbild Textabbildung 2), die dieser Rechnersimulation zugrunde liegt, ist zwar aufgrund von Folgerungen aus den originalen Registrierungen aufgestellt worden, stellt aber insofern eine rein hypothetische Kurve dar, als sie nicht aufgrund von bisher bekannten Reaktionen auf optische Reize zusammengesetzt wurde.



Textabb. 2 Computer-Simulation der Flugreaktionen bei dreieckförmig modulierter Mustergeschwindigkeit V_{Muster} .

Einsatzbild: Der Simulation zu grunde liegende hypothetische Kennlinie der Antriebskräfte in Abhängigkeit von der Relativgeschwindigkeit $V_{Rel.}$.

Bremssende Kräfte: Quadratisch abhängig von der Fluggeschwindigkeit V_{Tier} .

Im folgenden wurde versucht, diese hypothetische Kennlinie mit Hilfe von bekannten Reaktionen auf optische Reize aufzubauen.

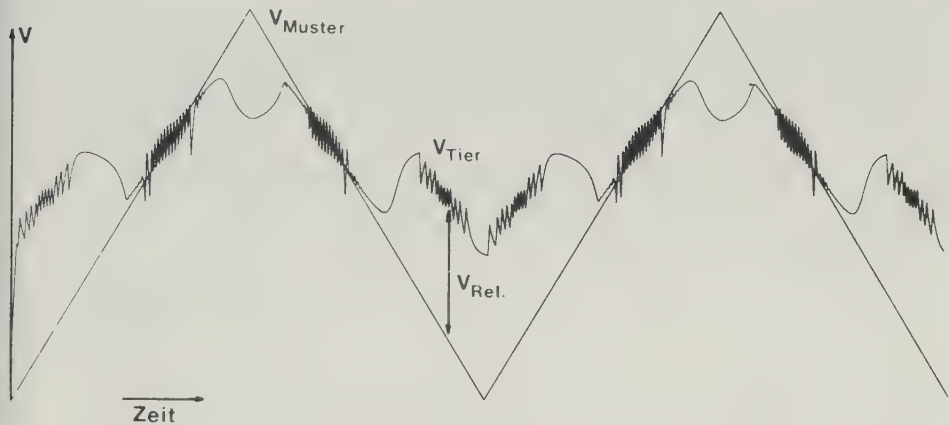
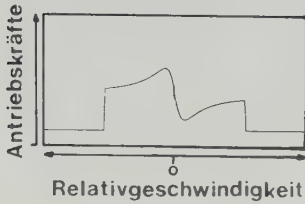
Der Versuch, diesen Kurvenverlauf und in entsprechenden Simulationen die Reaktionssequenzen mit Hilfe der Verhaltenskomponenten, die der phänomenologischen Gleichung von Reichardt zugrunde liegen (1. positions- und 2. optomotorischer, geschwindigkeitsabhängiger Anteil), allein aufzubauen, führte nicht zum Erfolg. Beide Komponenten sind auf optische Stabilisierung der Umwelt ausgelegt und können insofern Sollwertfliegen und inverses Fliegen nicht erklären.

Um eine Anpassung der Kennlinie an den Kurvenverlauf der hypothetischen Kennlinie zu erreichen, mussten zusätzliche Annahmen gemacht werden.

Nimmt man im einfachsten Fall an, daß der positionsabhängige Anteil nur bei einer Relativgeschwindigkeit von ungefähr Null wirksam ist und beim Auftreten von Relativgeschwindigkeiten größer als ca. 0,5 m/sec seinen Einfluß verliert, so wäre mit dieser Komponente allein das Landeverhalten hinreichend erfaßt. Dies konnte auch durch die Analyse der Originalflüge bestätigt werden, da kein von der Fluggeschwindigkeit abhängiger Schlupf auftrat = dynamischer Fixationsprozess. Der geschwindigkeitsabhängige Anteil ist während des Sollwertfliegens und inversen Fliegens wirksam. Er muß jedoch, um nicht ebenfalls auf eine Relativgeschwindigkeit von Null einzuregeln, im einfachsten Fall einer konstanten Flugmotivation überlagert sein. Diese Flugmotivation äußert sich in einer konstanten, vorgegebenen Fluggeschwindigkeit. Die Überlagerung entspräche dann einer additiven Sollwertverstellung. Bei dieser Überlagerung entstehen jedoch nicht die erforderlichen zwei weiteren Bereiche mit hoher negativer Steigung bei hoher positiver und negativer Relativgeschwindigkeit, die das Sollwertfliegen ermöglichen. Die optomotorische Kennlinie für Rotationsbewegungen nähert sich nämlich im Bereich von großen Winkelgeschwindigkeiten (entsprechend großen Relativgeschwindigkeiten) nur asymptotisch und mit positiver Steigung dem Nullwert, bzw. dem additiv aufgeschalteten Sollwert. Berechnet man aus den originalen Registrierungen für den Sollwert von 2-3 m/sec die Winkelge-

schwindigkeit der Musterelemente für den Punkt direkt unterhalb des Tieres, so ergibt sich ein Wert von $600-1000^{\circ}/\text{sec}$. Vergleicht man diesen Wert mit der für die Rotationsbewegung um die Körperhochachse bereits bekannten optomotorischen Kennlinie bei der Honigbiene (Kunze, 1964), so ist bei der Honigbiene bei einer Winkelgeschwindigkeit von $700^{\circ}/\text{sec}$ das optomotorisch ausgelöste Drehmoment bereits sehr klein. Nimmt man als Augenbereich, der bei der optischen Kontrolle der Überbodengeschwindigkeit bei *L. dispar* ausschlaggebend beteiligt ist, einen Raumwinkel von 90° an, so bleibt die mittlere Winkelgeschwindigkeit aufgrund der tangensförmigen Abhängigkeit nur wenig beeinflusst und liegt bei $600 - 900^{\circ}/\text{sec}$. Die gleichfalls berechnete Musterfrequenz beim Sollwertfliegen liegt mit $20 - 30 \text{ Hz}$ in einem Bereich, in dem für *L. dispar* die - bisher noch nicht gemessene - Fusionsfrequenz erwartet wird (Vergleichswert für *Antheraea pernyi*: $25 - 70 \text{ Hz}$; Miall, 1978). Beim Sollwertfliegen wird somit möglicherweise eine Relativgeschwindigkeit beibehalten, bei der das optomotorische Signal wegen zu hoher Werte der Winkelgeschwindigkeit gerade verschwindet. Die hypothetische Kennlinie fordert aber gerade an diesen Punkten steile Nulldurchgänge mit negativer Steigung (siehe Textabbildung 1). Um wenigstens den oberen Durchgang bei positiver Relativgeschwindigkeit zu erzeugen, müsste bei fehlendem oder zu geringem optomotorischem Signal die additive Komponente (= allgemeine Flugbereitschaft) auf einen niederen Wert springen.

Eine Computersimulation (Textabbildung 3), bei der die hypothetische Kennlinie ersetzt wurde durch eine, bei anderen Insekten gemessene Drehmomentskurve, die einem Sollwert aufaddiert wurde, in Verbindung mit dem Zusammenbruch der Flugbereitschaft beim Verschwinden des optomotorischen Signals (Einsatzbild in Textabbildung 3), ergab eine Reaktionsweise, die den gemessenen Kurven qualitativ bereits in vielen Punkten sehr nahe kommt. Unter diesen Bedingungen ergibt sich positives Sollwertfliegen, Landeverhalten und inverses Fliegen. Allerdings ist wegen der positiven Steigung der Kennlinie im Bereich hoher negativer Relativgeschwindigkeiten (linker Teil der Kennlinie im Einsatzbild in Textabbildung 3) negatives Sollwertfliegen nicht möglich. Weiterhin liegen die Absolutgeschwindigkeiten, bei denen von einem Verhalten ins andere über-



Textabb. 3 Computer-Simulation der Flugreaktionen bei dreieckförmig modulierter Mustergeschwindigkeit V_{Muster} .

Einsatzbild: Der Simulation zu grunde liegende Kennlinie der Antriebskräfte in Abhängigkeit von der Relativgeschwindigkeit $V_{Rel.}$. Sie setzt sich zusammen aus einer optomotorischen Kennlinie, wie sie für die Rotationsbewegung bei anderen Insekten gemessen wurde. Diese ist einer konstanten Flugbereitschaft überlagert. Bei fehlendem oder zu geringem optomotorischem Signal im Bereich hoher Relativgeschwindigkeiten springt die additive Komponente auf einen niederen Wert.

Bremssende Kräfte: Quadratisch abhängig von der Fluggeschwindigkeit V_{Tier} .

gegangen wird, nicht wie in den Originalflügen auf etwa gleicher Höhe. Hier wäre noch eine weitere, von der Relativgeschwindigkeit abhängige Funktion für eine entsprechende Korrektur der Kennlinie erforderlich. Die experimentelle Erfassung dieser Funktion und die Trennung von der optomotorischen Funktion läßt die vorliegende Versuchsanordnung jedoch nicht zu. - Bei den bisherigen Simulationen wurde der Einfluß des positionsabhängigen Anteils außer Acht gelassen. Er würde die Steilheit der Kennlinie bei der Relativgeschwindigkeit Null erhöhen und damit den geschwindigkeitsabhängigen Schlupf beim Landeverhalten beseitigen.

Die geforderte, zur Korrektur der Kennlinie erforderliche zweite Funktion, könnte die Flugmotivation selbst sein, in dem sie z.B. dem momentanen Inhalt eines Integrators entspricht. Der Eingang des Integrators könnten die schwachen optomotorischen Signale an den Enden der optomotorischen Kennlinie sein. Diese laden ihn so, daß ein Regelkreis mit positiver Rückführung entsteht, der den Eindruck einer "Positiven Optomotorik" (Davis & Ayers, 1972) erwecken kann. Die steilen Bereiche der hypothetischen Kennlinie bei hoher positiver und negativer Relativgeschwindigkeit, die das Sollwertfliegen bedingen, wären dann durch diesen Integralregler erzeugt. Für diesen Integrator ist zu fordern, daß er einen maximalen Wert der Ladung nicht überschreiten kann. Diese maximale Ladung entspräche der maximal möglichen Fluggeschwindigkeit. Der Integratorladung wird das optomotorische Signal proportional und vorzeichenmäßig den Vorstellungen der klassischen Optomotorik entsprechend, negativ überlagert. Diese Überlagerung wird aber nur wirksam, wenn der Integrator seinen maximalen Wert hat, was nach dem Erreichen der maximalen Fluggeschwindigkeit während des inversen Fliegens bei positiver Relativgeschwindigkeit der Fall sein soll. Beim Erreichen der Relativgeschwindigkeit Null muß der Integrator auf seinen minimalen Wert entladen werden, welcher der minimalen Fluggeschwindigkeit entspricht. Diese minimale Ladung wird während des inversen Fliegens bei negativen Relativgeschwindigkeiten beibehalten. Ihm wird jedoch das optomotorische Signal wiederum proportional und vorzeichenmäßig den Vorstellungen der klassischen Optomotorik entsprechend, positiv überlagert (positiver Ast der klassischen, optomotorischen Kennlinie), woraus inverses Fliegen bei negativen Relativgeschwindigkeiten resultiert.

Die hypothetische Kennlinie ließe sich danach aus zwei Komponenten aufbauen:

der integralen:



der proportionalen:



Die im Bereich der Relativgeschwindigkeit Null auftretende Sprungstelle würde durch den in diesem Bereich wirksamen positionsabhängigen Anteil überspielt werden.

Die bisherigen Betrachtungen behandelten ausschließlich die Situation in der Flugmühle. Abschließend soll noch auf die Situation im freien Flug eingegangen werden und auf die Bedeutung, die ein derartiger Regelmechanismus für die Regelung der Fluggeschwindigkeit im freien Flug haben könnte.

Die Tiere halten beim Sollwertfliegen in der Flugmühle eine Relativgeschwindigkeit ein, bei der das optomotorische Signal wegen zu hoher Werte der Winkelgeschwindigkeit gerade verschwindet. Die Ursache dafür ist mit hoher Wahrscheinlichkeit in der unnatürlichen Situation in der Apparatur zu suchen. In der Flugmühle bestehen nur bezüglich der Vorwärtsbewegung closed-loop-Bedingungen, die übrigen Freiheitsgrade sind mechanisch blockiert. Im freien Flug über festem Boden würde die Einregelung auf ein minimales optomotorisches Signal nicht wie in der Flugmühle nur durch alleinige Änderung der Fluggeschwindigkeit, sondern auch und vorwiegend durch gleichzeitige Änderung der Flughöhe erfolgen können. Das optomotorische Signal sinkt aber mit steigender Flughöhe. Aufgrund der flugphysikalischen Koppelung von Vor- und Auftrieb würde bei einem zu großen optomotorischen Signal, wie es z.B. direkt nach dem Start auftritt, durch eine Beschleunigung, die durch Vergrößerung des Luftkraftvektors erzielt wird,

sowohl die Fluggeschwindigkeit, als auch die Steiggeschwindigkeit verändert werden. Die Größe des optomotorischen Signals ändert sich aber nur proportional mit der Fluggeschwindigkeit, aber integral mit der Steiggeschwindigkeit. Die Folge dieser Überlegung ist, daß im freien Flug eine Änderung der Mustergeschwindigkeit im wesentlichen eine Änderung der Flughöhe zur Folge haben muß. Das System wird sich also in der Nähe des wirklichen Nullpunktes des optomotorischen Signals einregeln. Das Ergebnis wäre bei Windstille eine konstante Fluggeschwindigkeit und eine konstante Flughöhe.

Das Auftreten von Mit- oder Gegenwind verändert das optomotorische Signal des Tieres. Solche Änderungen werden aber entsprechend dem oben dargestellten fast ausschließlich durch Höhenänderung ausgeglichen. Bei Gegenwind müssten die Tiere somit mit gleicher Geschwindigkeit relativ zur Luft, aber tiefer, bei Mitwind höher als bei Windstille, fliegen. Derartige Tendenzen zeigen sich auch in Freilandversuchen mit *L. dispar* (Cameron, pers. Mitt.). Eine Windkompensation bezüglich der Geschwindigkeit über Boden würde somit im freien Flug nicht stattfinden (im Gegensatz zur teilweisen Windkompensation bei der Honigbiene; v. Frisch & Lindauer, 1955), es sei denn, daß ein weiterer Eingang in das System die Änderung der Flughöhe verhindert. Höhenänderung würde z.B. bei der Gegenwindorientierung in einer Lockstofffahne durch den Durchmesser der Fahne begrenzt werden, sofern der Kontakt mit der Fahne vom Tier aktiv aufrecht erhalten wird.

Wenn der beschriebene Regelmechanismus wirklich bei der Steuerung der Fluggeschwindigkeit im freien Flug wirksam ist, so kann angenommen werden, daß das Tier durch Fliegen eines Kreises oder eines Teils davon erfahren kann, ob es mit dem Wind oder gegen den Wind fliegt, sofern ihm bekannt ist, ob es im Moment fällt oder steigt. Aufgrund der unterschiedlichen Höheneinstellung beim Flug in Mit- und Gegenwindrichtung, würde beim Fliegen eines Kreises eine gegen die Horizontale geneigte Kreisbahn resultieren.

V. Abbildungen zu den Versuchen mit fliegenden Faltern in der
"Flugmühle"

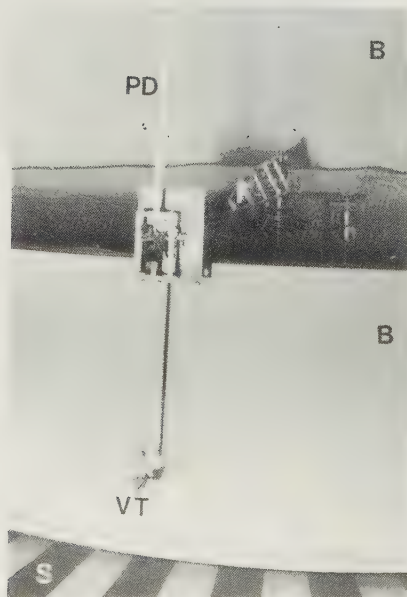
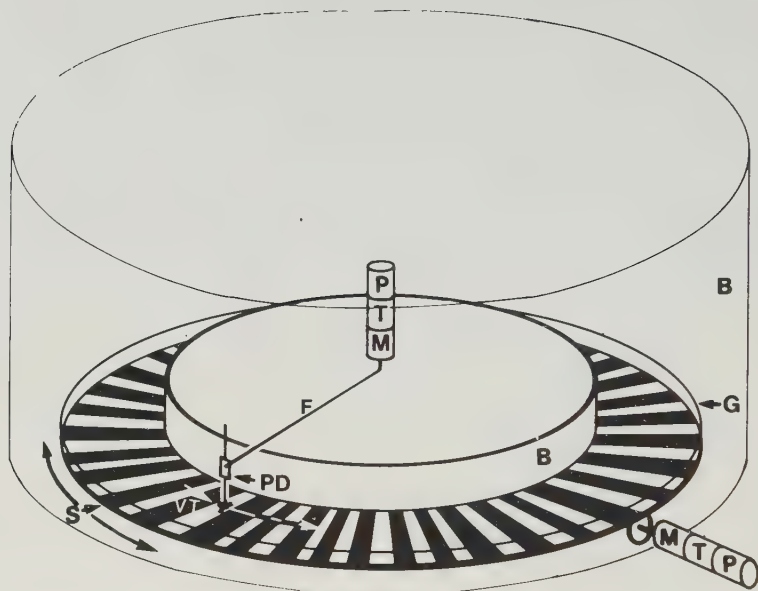


Abb. M1 "Flugmühle".

B = Sichtblende; F = Flugarm; G = feststehende Glasscheibe über dem Untergrundmuster; M = Motor; P = Potentiometer; PD = Pendel; S = Streifenmuster; T = Tachometer; VT = Versuchstier

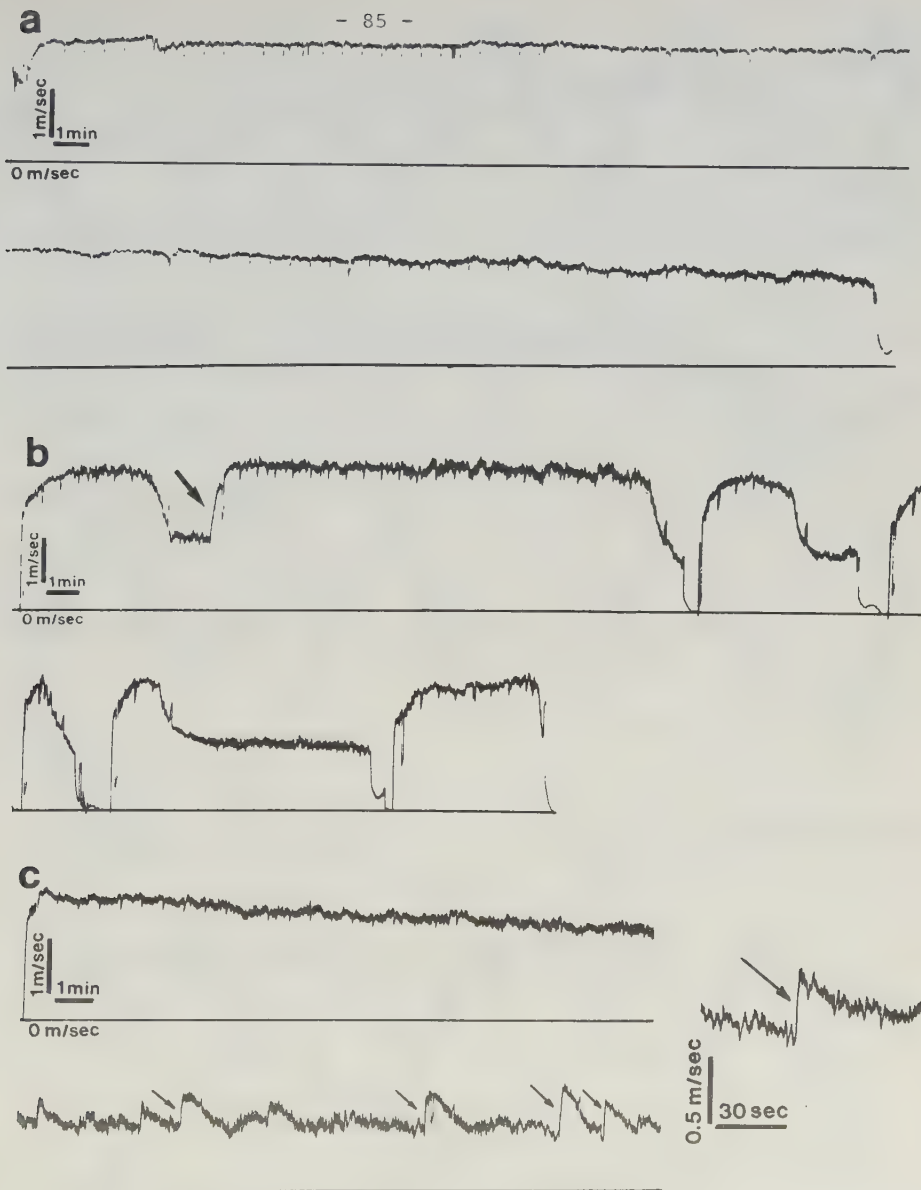


Abb. M2 Fluggeschwindigkeit über strukturlosem Untergrund. Die Ordinate gibt die absolute Fluggeschwindigkeit wieder.

a. Langsame Reduktion der Fluggeschwindigkeit

b. Schnelle Reduktion der Fluggeschwindigkeit, sowie spontane schnelle Rückbeschleunigung (Pfeil); nach Einstellen des Flugs wiederholt neu gestartet (über Tarsenreflex), beschleunigt das Tier auf seine Anfangsgeschwindigkeit.

c. Auftreten von Beschleunigungsschüben bei niedriger Fluggeschwindigkeit.

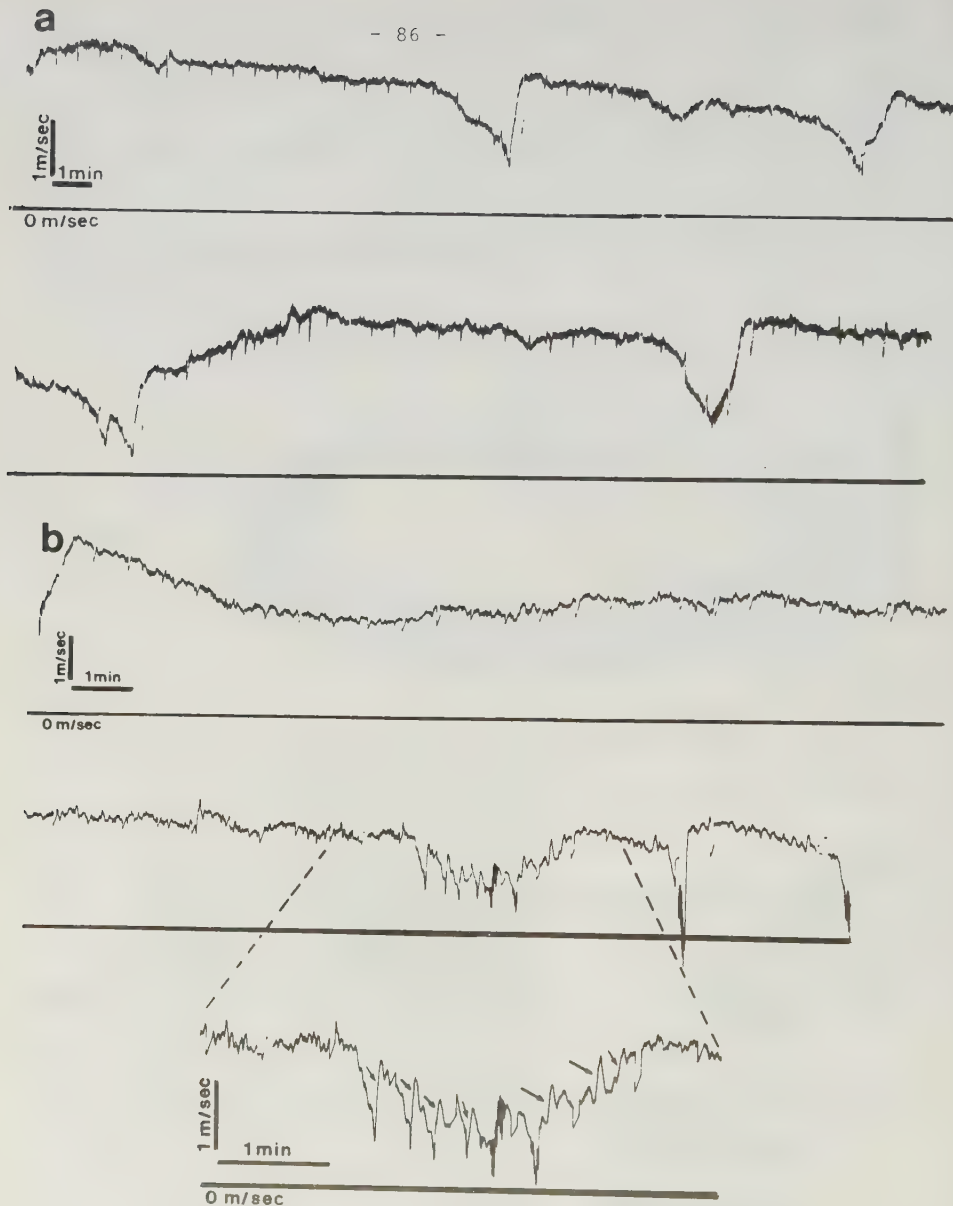
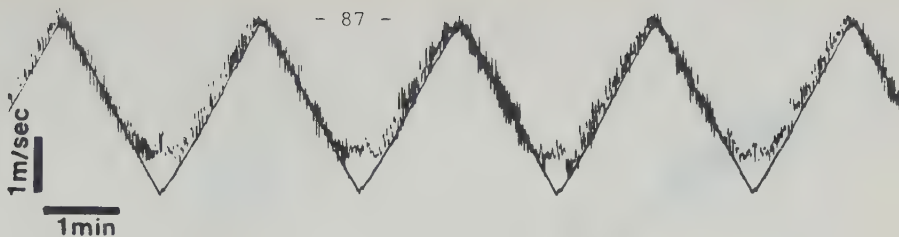


Abb. M3 Fluggeschwindigkeit über strukturiertem, aber festem Untergrund. Die Ordinate gibt die absolute Fluggeschwindigkeit wieder.

a. Langsame und schnelle Reduktion der Fluggeschwindigkeit, letztere gefolgt von sofortiger Rückbeschleunigung auf die Anfangsgeschwindigkeit.

b. Auftreten von Beschleunigungsschüben bei niedriger Fluggeschwindigkeit.

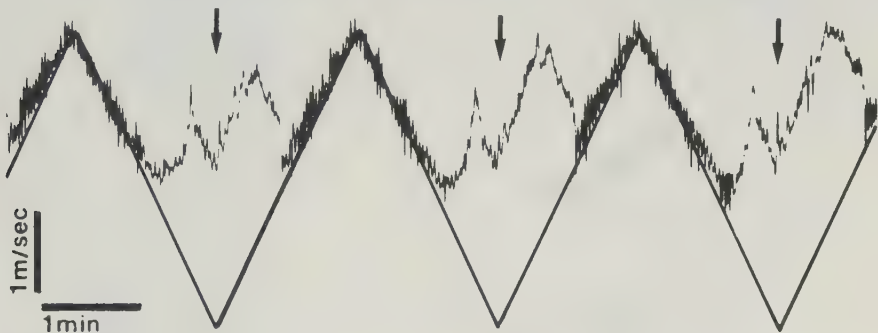


0 m/sec

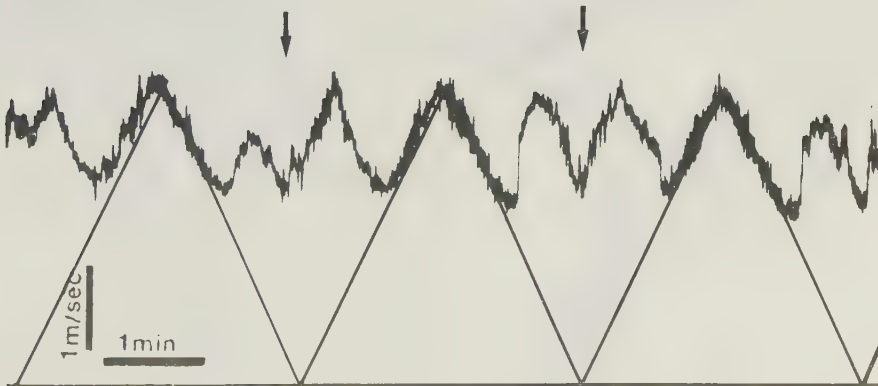
Abb. M4 Fluggeschwindigkeit bei dreieckförmig modulierter Geschwindigkeit des strukturierten Untergrundes.

Ordinate: Glatte Linie = vorgegebene Geschwindigkeit des Untergrundes; unruhige Linie = absolute Fluggeschwindigkeit (gilt für Abb. M4 - M20).

"Landeverhalten" (mittlere Überbodengeschwindigkeit gleich Null). In einem weiten Geschwindigkeitsbereich besteht keine Geschwindigkeitsdifferenz zwischen Muster und Tier.



0 m/sec



0 m/sec

Abb. M5 Fluggeschwindigkeit bei dreieckförmig modulierter Geschwindigkeit des strukturierten Untergrundes.

"Sollwertfliegen" (mittlere Überbodengeschwindigkeit konstant und größer als Null) alterniert mit Landeverhalten. Bei Mustergeschwindigkeiten unterhalb 2 - 3 m/sec fliegt das Tier nach charakteristischer Übergangsphase konstant 2 - 3 m/sec schneller als das Muster. (Beispiele mit unterschiedlicher Minimalgeschwindigkeit).



Abb. M6 Fluggeschwindigkeit bei dreieckförmig modulierter Geschwindigkeit des strukturierten Untergrunds. Sollwertfliegen mit vollständiger Kompensation (a) und Überkompensation (b) der Änderung der Mustergeschwindigkeit.



Abb. M7 Fluggeschwindigkeit bei dreieckförmig modulierter Geschwindigkeit des strukturierten Untergrunds. Beim Erreichen der minimalen Fluggeschwindigkeit geht das Sollwertfliegen in eine konstante, musterunabhängige Fluggeschwindigkeit über.

Abb. M8 Fluggeschwindigkeit bei dreieckförmig modulierter Geschwindigkeit des strukturierten Untergrunds.
Mittlere Überbodengeschwindigkeit größer als Null, aber nicht konstant:
a. Sollwertfliegen geht bei zunehmender Mustangeschwindigkeit durch kontinuierliche Reduktion der Relativgeschwindigkeit in Landeverhalten über.
b. Kontinuierliche Vergrößerung der Sollwertgeschwindigkeit geht auch bei fallender Mustangeschwindigkeit und Annäherung an die minimale Fluggeschwindigkeit.

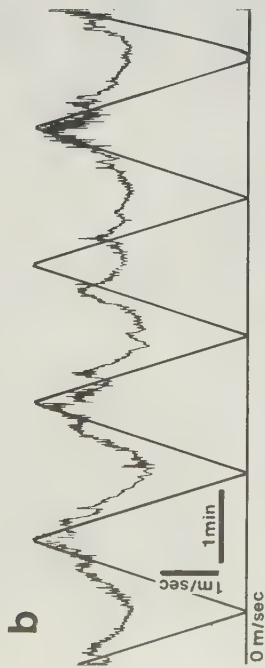
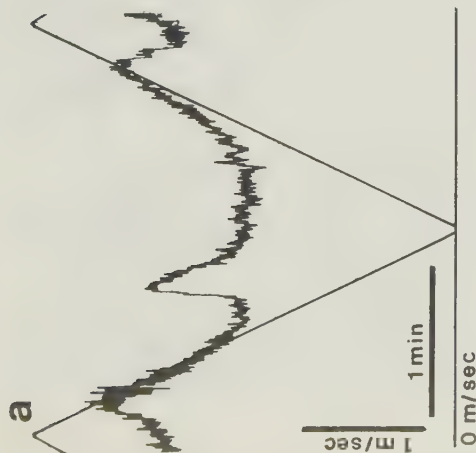


Abb. M9 Fluggeschwindigkeit bei dreieckförmig modulierter Geschwindigkeit des strukturierten Untergrunds.
"Negatives Sollwertfliegen" (mittlere Überbodengeschwindigkeit konstant, aber kleiner als Null).

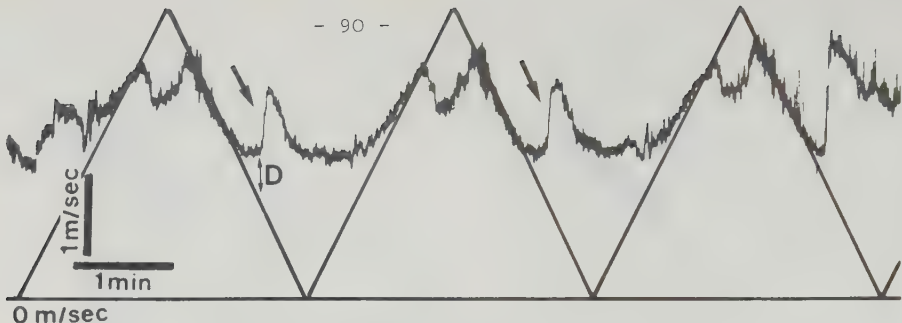


Abb. M10. Fluggeschwindigkeit bei dreieckförmig modulierter Geschwindigkeit des strukturierten Untergrunds.
Übergang zwischen Landeverhalten und Sollwertfliegen ("Übergangsphase") durch schnelle (saccadische) Beschleunigungsschübe (Pfeile) beim Erreichen der minimalen Fluggeschwindigkeit. Die Übergangsphase wird bei einer Geschwindigkeitsdifferenz (D) von ca. 0,5 m/sec ausgelöst.

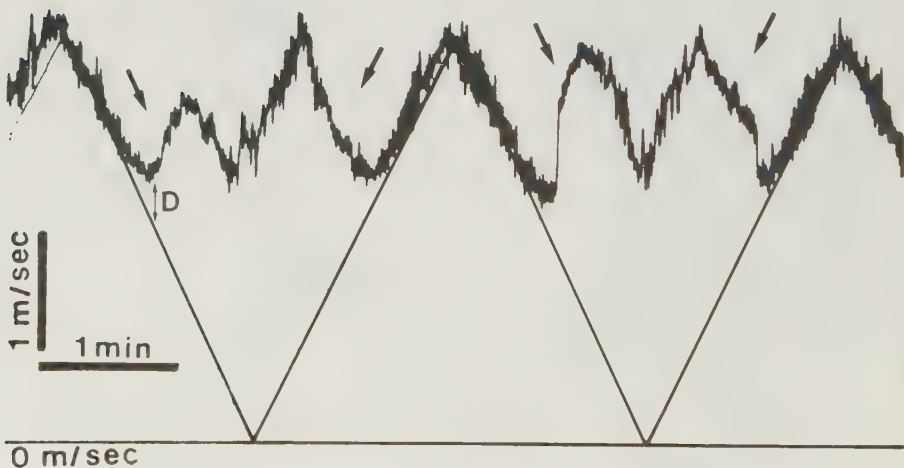


Abb. M11 Fluggeschwindigkeit bei dreieckförmig modulierter Geschwindigkeit des strukturierten Untergrunds.
- Übergang zwischen Landeverhalten und Sollwertfliegen (Übergangsphase) durch "inverses Fliegen" (Pfeile) beim Erreichen der minimalen, bzw. maximalen Fluggeschwindigkeit. Die Änderung der Mustergeschwindigkeit wird vom Tier in eine gegensinnige, annähernd gleich große Änderung der Fluggeschwindigkeit umgesetzt. Die Übergangsphase wird bei einer Geschwindigkeitsdifferenz (D) von ca. 0,5 m/sec ausgelöst.
- Übergang durch Kombination von schnellen (saccadischen) Beschleunigungsschüben mit inversem Fliegen bei abnehmender Mustergeschwindigkeit entsprechend Abb. M10.

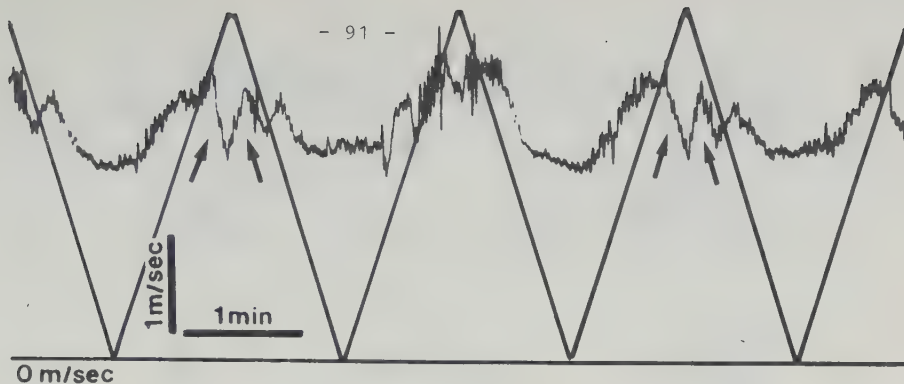


Abb. M12 Fluggeschwindigkeit bei dreieckförmig modulierter Geschwindigkeit des strukturierten Untergrunds. Inverses Fliegen, das während des Landeverhaltens beim Erreichen der Maximalgeschwindigkeit ausgelöst wird und zum Landeverhalten zurückführt (Pfeile).

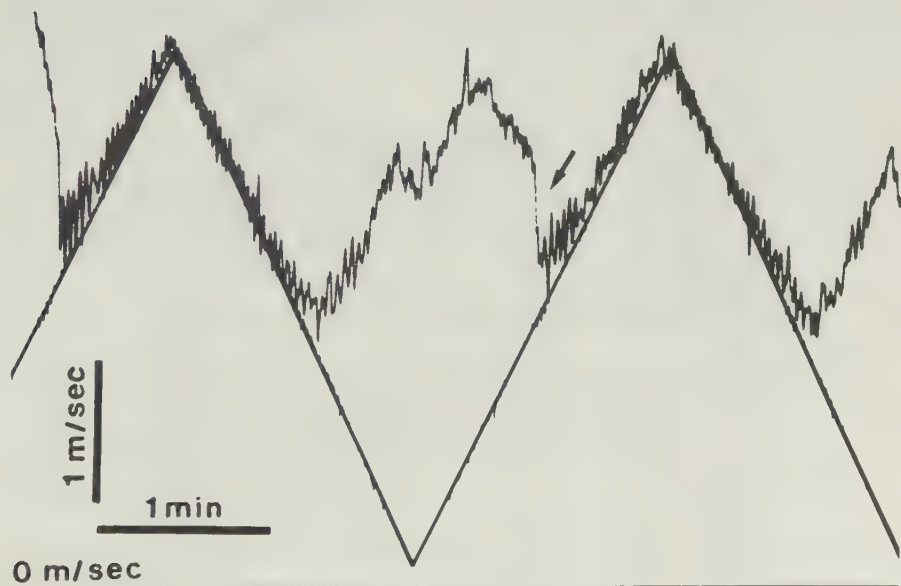


Abb. M13 Fluggeschwindigkeit bei dreieckförmig modulierter Geschwindigkeit des strukturierten Untergrunds. Entsprechend Abb. M11, jedoch ist inverses Fliegen mit raschen (saccadischen) Verzögerungsschüben bei steigender Mustergeschwindigkeit kombiniert (Pfeile).

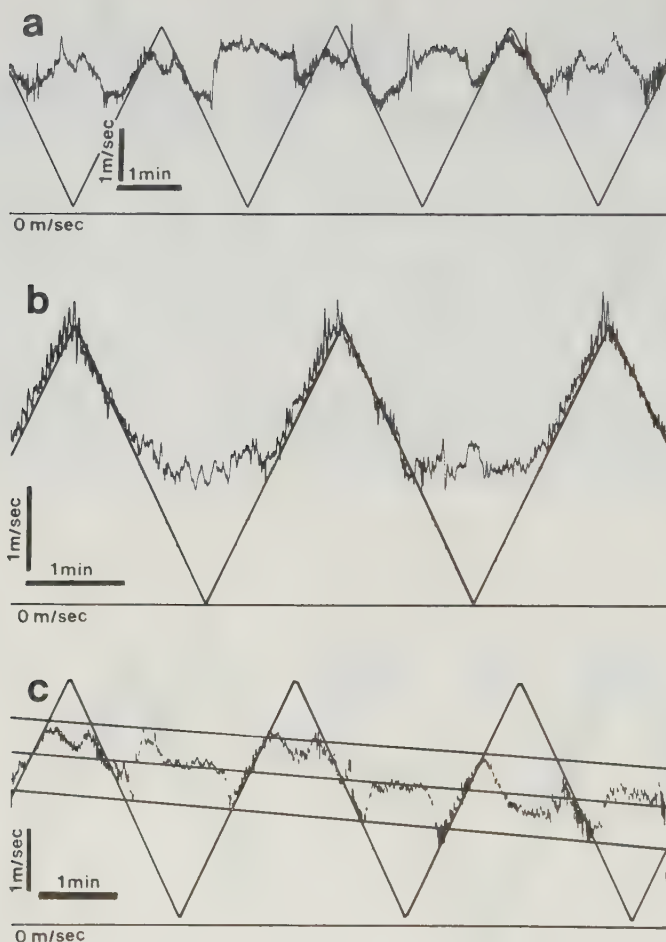


Abb. M14 Fluggeschwindigkeit bei dreieckförmig modulierter Geschwindigkeit des strukturierten Untergrundes.

Unterschreitet während des Landeverhaltens die Mustergeschwindigkeit die minimale Fluggeschwindigkeit und geht das Tier nicht in Sollwertfliegen über, so wird

a. nach Durchlaufen der Übergangsphase die maximale Fluggeschwindigkeit,

b. die minimale Fluggeschwindigkeit,

c. nach Durchlaufen der Übergangsphase eine mittlere Fluggeschwindigkeit beibehalten.

In c. ist die absolute Fluggeschwindigkeit zusätzlich durch den Abbau der Flugmotivation stark beeinflusst (minimale, bzw. maximale Fluggeschwindigkeit sinken mit zunehmender Versuchsdauer).

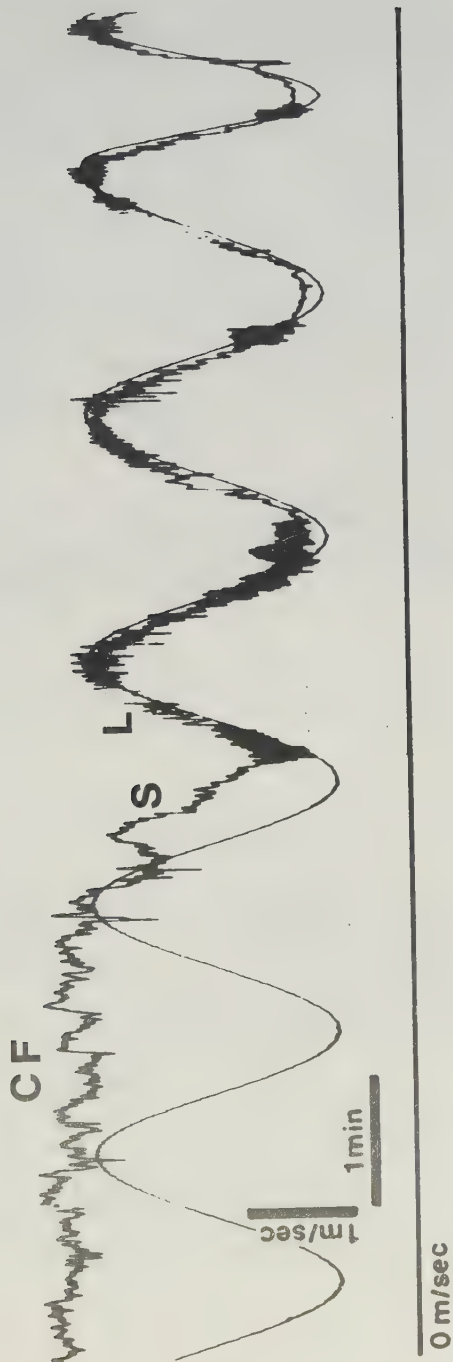


Abb. M15 Fluggeschwindigkeit bei sinusförmig modulierter Geschwindigkeit des strukturierten Untergrunds.
Änderung des Flugverhaltens in Abhängigkeit von der Versuchsdauer.
Nach einer Phase, in der die Muster Geschwindigkeit keinen Einfluß auf die Fluggeschwindigkeit besitzt (CF), und einer kurzen Phase mit Sollwertfliegen (S) wird das Landeverhalten (L) über den gesamten Modulationsbereich der Untergrundgeschwindigkeit beibehalten.

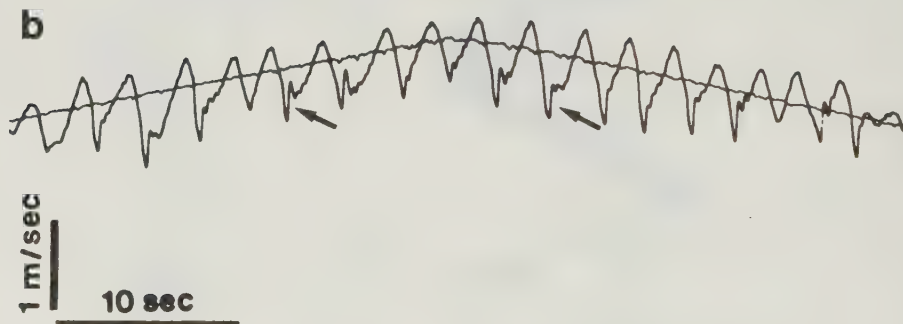


Abb. M16 Zwei Typen von Fluktuationen der Fluggeschwindigkeit während des Landeverhaltens bei dreieckförmig modulierter Geschwindigkeit des strukturierten Untergrunds. Ausschnitte aus Registrierungen von zwei verschiedenen Tieren. a. Langsame Korrektur von Regelabweichungen, b. Langsame Korrektur von Regelabweichungen (wie in a.) kombiniert mit schneller Korrektur ("Saccaden").

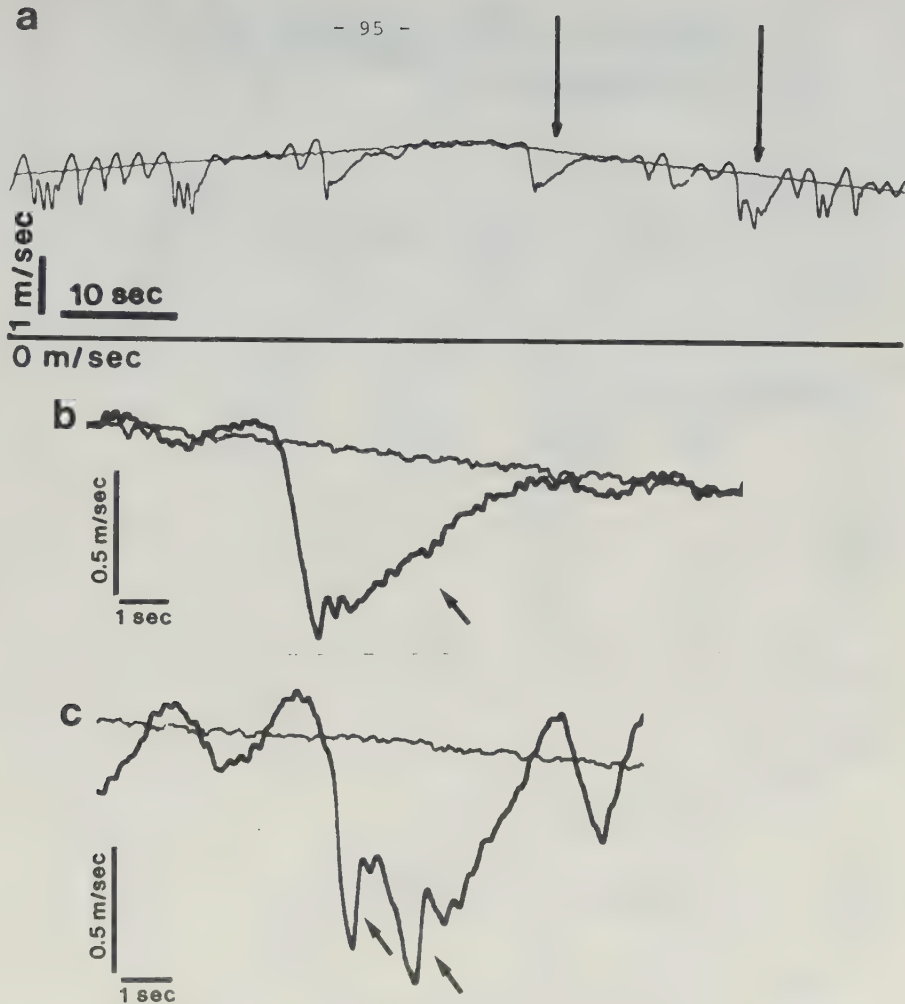


Abb. M17 Langsame und saccadische Geschwindigkeitskorrekturen in raschem Wechsel bei einem Tier (a) während des Landeverhaltens bei dreieckförmig modulierter Geschwindigkeit des strukturierten Untergrunds.

b und c: Ausschnittsvergrößerungen aus a (Pfeile). Sie verdeutlichen, daß das Auftreten von saccadischen Beschleunigungen während des Landeverhaltens nicht allein durch die Relativgeschwindigkeit zwischen Muster und Tier bedingt ist.

a. Langsame Beschleunigung (Pfeil),
b. saccadische Beschleunigung (Pfeile) und anschließende langsame Beschleunigung
bei vergleichbarer Relativgeschwindigkeit (vgl. auch a).

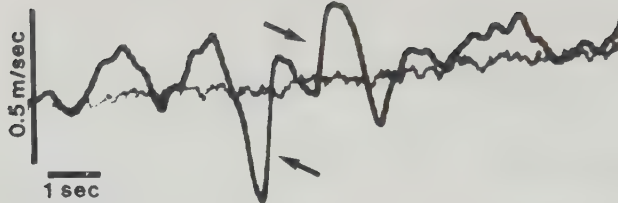


Abb. M18 Auftreten von Beschleunigungs-Saccaden bei großer und bei kleiner Relativgeschwindigkeit zwischen Muster und Tier (Pfeile).

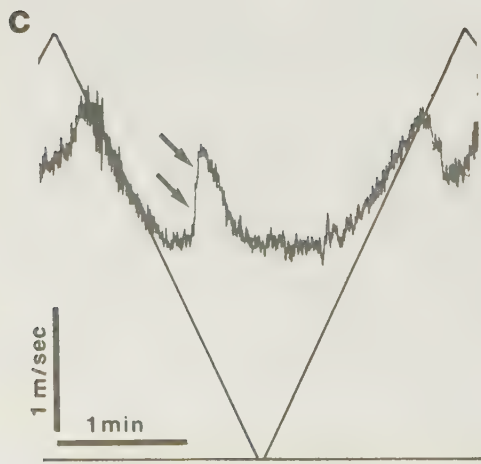
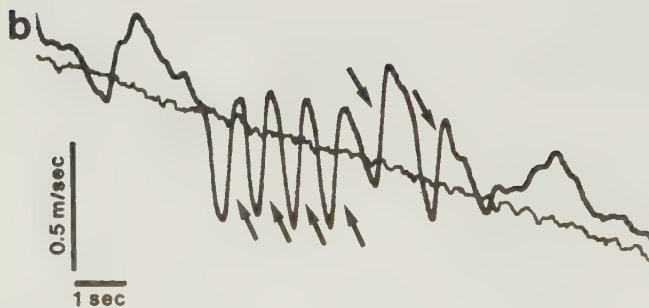


Abb. M19 Saccaden können einzeln (a), in Sequenz (b) oder unmittelbar aufeinanderfolgend (c) auftreten.

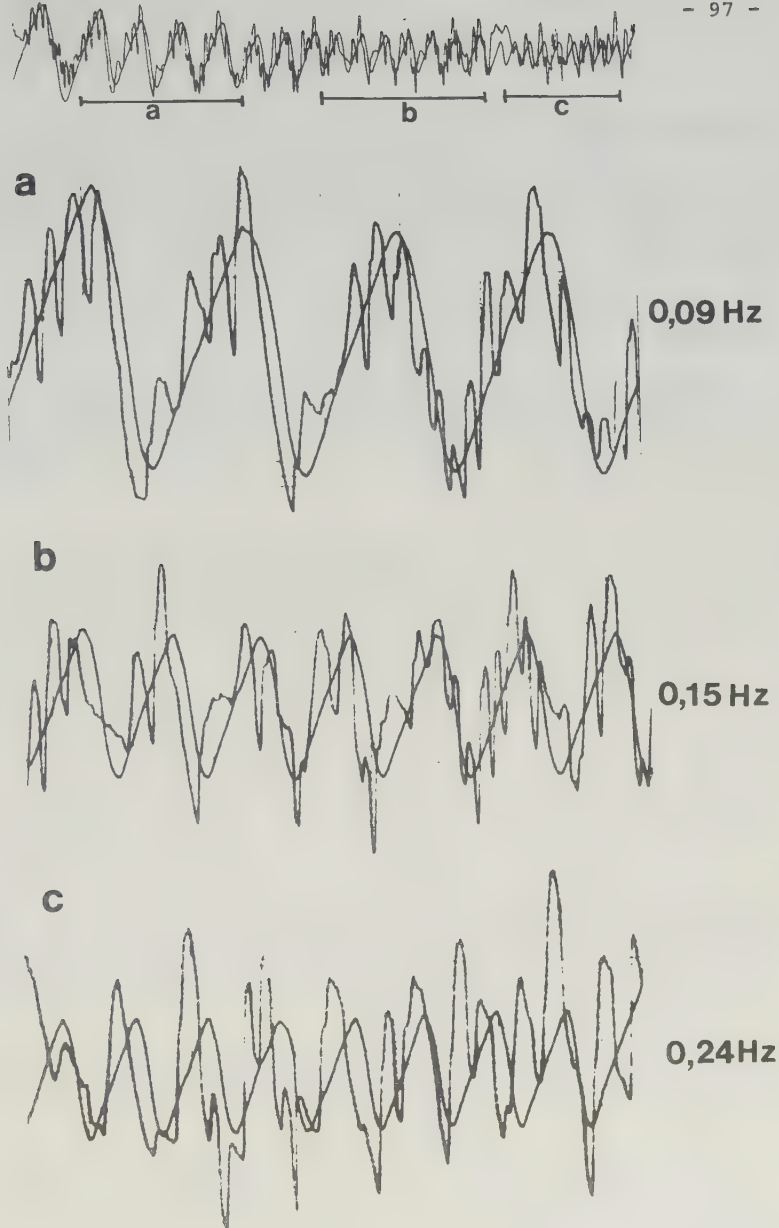


Abb. M20 Beschleunigungs- und Verzögerungssaccaden in rascher Folge als Antwort auf rasche sinusförmige Wechsel der Geschwindigkeit des strukturierten Untergrunds.

E. Zusammenfassung

A. Als Grundlage für die Aufklärung der Orientierung von Faltern im Duftfeld wurde die Anemotaxis bei laufenden und fliegenden Schwammspinner-Männchen (*Lymantria dispar* L.) untersucht.

B. Laufende Falter: Direkte Windmessung

1. Die Anemotaxis von Schwammspinnern in reinem und lockstoffhaltigem Wind wurde untersucht und mit den vorliegenden Ergebnissen von laufenden Seidenspinnern (*Bombyx mori* L.) in lockstoffhaltigem Wind verglichen.

2. Für zwei-antennige, sowie einseitig antennenamputierte Tiere wurde der Einfluß unterschiedlicher Windgeschwindigkeiten (0,1 - 0,4 m/sec) und unterschiedlicher Lockstoffkonzentrationen (0,005 - 0,5 µg Θ -Disparlur auf der Duftquelle) im Luftstrom (homogenes Duftfeld) untersucht. Eine gesetzmäßige Abhängigkeit von der Reizstärke zeigt: a) die Kursstetigkeit der Läufe bezüglich der Windrichtung (λ -Verteilung), sowie bezüglich der mittleren Laufrichtung der Tiere; b) die Stärke der Laufrichtungsänderungen (ω -Verteilung); c) die Streuung der Einzelläufe bezüglich der Windrichtung. Die Laufgeschwindigkeit ist unabhängig von der Reizstärke; *L. dispar* besitzt zwei bevorzugte Laufgeschwindigkeiten (2 "Gänge"). Die Reizschwelle für die Gegenwindorientierung in reiner Luft liegt im Bereich von 0,07 m/sec. Der Einfluß unterschiedlicher Duftstoffkonzentrationen auf das Wahlvermögen zwischen einer duftstofffreien und einer duftstoffbeladenen Luftströmung (inhomogenes Duftfeld) wurde untersucht. Die Laufspuren ein-antenniger Tiere im Wahlversuch zeigen charakteristische Eigenschaften, welche Hinweise auf den zugrundeliegenden Orientierungsmechanismus geben.

3. Die beiden Antennen sind bezüglich der Erkennung der Windrichtung additiv verschaltet; jede Antenne kann Drehkommandos im Mit- und Gegenuhrzeigersinn liefern. Die Windstärke kann aber auch durch eine Antenne allein richtig vermittelt werden.

4. Die für *Bombyx mori* in lockstoffhaltiger Luft typischen windaufwärtsgerichteten Zickzack-Läufe, verursacht durch alternierende Menotaxis, konnten bei *L. dispar* weder in reiner, noch in lockstoffhaltiger Luft nachgewiesen werden. Die Verteilung der 1sec-Laufvektoren ist in allen Fällen O^0 -symmetrisch bezüglich der Windrichtung. Allerdings setzen sich die Läufe ein-antenniger Tiere im homogenen Duftfeld immer aus Laufstücken mit zwei deutlich alternierenden mittleren Laufrichtungen zusammen. Diese Laufstücke besitzen aber Eigenschaften, die mit der Vorstellung einer alternierenden Menotaxis nicht verträglich sind. Es wird eine andere Möglichkeit der Erklärung gegeben.

5. Links- Rechts-Drehtendenzen haben bei *L. dispar* nie oder nur sehr selten ausgesprochenen Flip-Flop-Charakter wie bei *Bombyx*, sondern streben nach sprunghaftem Anstieg langsam wieder gegen Null = "Drehmomentspulse". Sie verursachen in den Läufen entweder eine "Arkade" oder eine "Suchphase", die aus unregelmäßigen Folgen links- und rechtssinniger Kreisläufe besteht. Computersimulationen ergaben, daß derartige Suchphasen nur dann erzeugt werden können, wenn der Ausgang des anemorezeptiven Systems von den Positionen zur Windrichtung bestimmt ist, die das Tier während einer zurückliegenden längeren Zeitspanne hatte, und nicht nur von der momentanen Position.

6. Aufeinanderfolgende Drehmomentspulse sind nicht notwendigerweise wechselsinnig. Es können auch Serien gleichsinniger Drehmomentspulse auftreten, die eine menotaktische Orientierung vortäuschen können.

7. Bei Anwesenheit von Lockstoff treten spontane Drehmomentspulse häufiger auf als bei reinem Wind. Sprunghafte Verringerung der Lockstoffkonzentrationen verursacht die Auslösung eines Drehmomentpulses und führt im allgemeinen zu einer Suchphase. Entfernung einer Antenne erhöht die Häufigkeit von spontanen Drehmomentspulsen zur amputierten Seite hin. Daher weisen Laufstücke mit Abweichung des Laufwinkels zur amputierten Seite hin, eine Arkadenstruktur auf.

8. Neben dem Zustand mit Links- oder Rechtstendenz gibt es einen neutralen Zustand, der einen gestreckten, gegen den Wind ausgerichteten Lauf erzeugt. Dieser Zustand ist zumindest in lockstoffreier Luft vorherrschend.

9. Das anemorezeptive System ist mit Meßunsicherheiten (Rauschen) behaftet; Suchphasen können dadurch auch spontan auftreten.

10. Mit Hilfe der Ergebnisse der anemotaktischen Orientierung laufender Schwammspinner wird das zugrundeliegende Wirkungsgefüge fassbar. Mit Hilfe dieses Wirkungsgefüges simulierte Läufe entsprechen in allen wesentlichen Details den originalen Läufen.

C. Fliegende Falter: Indirekte Windmessung

1. Der Einfluß von Mit- und Gegenwind auf die Fluggeschwindigkeit von *L. dispar* wurde unter closed-loop-Bedingungen untersucht. Dabei wurde der Wind optisch durch Bewegung des Untergrundmusters simuliert.

2. Die Registrierungen ergaben, daß die Falter auf mindestens fünf verschiedene Weisen auf die Bewegung des Untergrundmusters reagieren können: Landeverhalten, positives, bzw. negatives Sollwertfliegen, inverses Fliegen, kontinuierliche Verringerung des Sollwerts. Diese Reaktionen werden bei bewegtem, aber unbeschleunigtem Untergrundmuster über längere Zeit beibehalten. Bei dreieckförmiger Modulation der Untergrundgeschwindigkeit lösen sich die Flugreaktionen in gesetzmäßiger Weise ab.

3. In den Wechselwirkungen von antreibenden und bremsenden Kräften wird eine Erklärung für das Auftreten dieser Reaktionen gesucht. Dabei werden als antreibende Kräfte sowohl äußere Bedingungen (besonders die Absolutgeschwindigkeit des Untergrundmusters), als auch innere Faktoren (besonders die Flugmotivation) betrachtet. Die inneren Faktoren unterliegen zeitlichen Einflüssen. Die bremsenden Kräfte entsprechen dem Luftwiderstand.

4. Der Übergang von einer Reaktionsweise in die andere erfolgt im allgemeinen beim Erreichen einer minimalen, bzw. maximalen Fluggeschwindigkeit. Die minimale Fluggeschwindigkeit scheint durch die Flugmotivation, die maximale durch die Luftwiderstandskräfte verursacht zu sein.

5. Berechnung der Winkelgeschwindigkeit der Musterelemente während des Sollwertfliegens ergab, daß die Relativgeschwindigkeit vom Tier so eingeregelt wird, daß das optomotorische Signal in Richtung auf hohe Werte der Winkelgeschwindigkeit minimiert wird.

6. Mit Hilfe der originalen Registrierungen konnte eine hypothetische Kennlinie für die antreibenden Kräfte aufgestellt werden; in Wechselwirkung mit den bremsenden Kräften ergeben sich in Computersimulationen Reaktionssequenzen, die den Originalflügen entsprechen (Textabbildung 2).

7. Es gelang nicht, eine dem hypothetischen Verlauf entsprechende Kennlinie allein mit Hilfe der bekannten positions- und geschwindigkeitsabhängigen Reaktionen auf optische Reize, zusammenzusetzen. Lediglich das Landeverhalten läßt sich mit der positionsabhängigen Reaktion erklären.

8. Um diese Anpassung dennoch zu erreichen, mußten zusätzliche Annahmen gemacht werden: a) die geschwindigkeitsabhängige (optomotorische) Reaktion ist einer konstanten Größe (Flugmotivation) additiv überlagert; b) bei fehlendem optomotorischem Signal springt diese additive Komponente auf einen niederen Wert. Entsprechende Computersimulationen ergaben eine weitreichende Übereinstimmung mit den originalen Reaktionssequenzen (Textabbildung 3).

9. Die Flugmotivation wird als momentaner Inhalt eines Integrators in einem Regelkreis mit positiver Rückführung gedeutet. Der Integrator hat während des inversen Fliegens bei positiver Relativgeschwindigkeit seine maximale, bei negativer seine minimale Ladung. Der Integratorladung wird das optomotorische Signal proportional und vorzeichenmäßig den Vorstellungen der klassischen Optomotorik

entsprechend, überlagert. Es ergibt sich ein Kurvenverlauf, der weitgehend der hypothetischen Kennlinie entspricht.

10. Die Situation in der Flugmühle wird mit der im freien Flug verglichen. Es wird diskutiert, wie ein derartiger Mechanismus die Fluggeschwindigkeit und Flughöhe bei Windstille, bei Mit- und Gegenwind einregelt. Eine Möglichkeit der Windrichtungsbestimmung im freien Flug wird angesprochen.

11. Die Bedeutung der Antennen für die Kontrolle der Fluggeschwindigkeit ist bei optisch intakten Schwammspinnern, wenn überhaupt vorhanden, gering.

12. Der Augenbereich, der bei der optischen Kontrolle der Überbodengeschwindigkeit ausschlaggebend beteiligt ist, konnte bezüglich der Längsachse des Tieres auf einen ventral gelegenen Bereich des Auges eingegrenzt werden. Er umfasst einen Blickwinkel von 0° - $\pm 45^{\circ}$.

13. Neben langsamen Änderungen der Fluggeschwindigkeit kommen schnelle Beschleunigungsschübe vor, die aufgrund von qualitativen Übereinstimmungen mit sprunghaften Augenbewegungen bei anderen Tieren als Saccaden gedeutet werden. Sie dienen offenbar ebenfalls der Anpassung der Fluggeschwindigkeit an die Mustergeschwindigkeit, bzw. der Stabilisierung des Musterbildes auf der Retina. Saccaden treten auch spontan auf.

F. LITERATURVERZEICHNIS

- BAKER, P.S. (1979): Flying locust visual responses in a radial wind tunnel. *J. comp. Physiol.* 131, 39-47.
- BELL, W.J. & KRAMER, E. (1979): Search and anemotactic orientation of cockroaches. *J. Insect Physiol.* 25, 631-640.
- BIRUKOW, G. (1954): Photo-Geomenotaxis bei *Geotrupes silvaticus* Panz. und ihre zentralnervöse Koordination. *Z. vergl. Physiol.* 36, 176-211.
- BIRUKOW, G. (1958): Zur Funktion der Antennen beim Mistkäfer (*Geotrupes silvaticus*). *Z. Tierpsychol.* 15, 265-276.
- BÖHM, L.K. (1911): Die antennalen Sinnesorgane der Lepidopteren. *Arb. Zool. Inst. Wien* 19, 219-246.
- BOSSERT, W.H. & WILSON, E.O. (1963): The analysis of olfactory communication among animals. *J. Theoret. Biol.* 5, 443-469.
- BRAEMER, W. u. H. (1958): Zur Gleichgewichtsorientierung schrägstehender Fische. *Z. vergl. Physiol.* 40, 529-542.
- CAMHI, J.M. (1969): Locust wind receptors. I. Transducer mechanics and sensory response. *J. Exp. Biol.* 50, 335-348.
- CAMHI, J.M. & TOM, W. (1978): The escape behavior of the cockroach *Periplaneta americana*. I. The turning response to wind puffs. *J. comp. Physiol.* 128, 193-201.
- CARDE, R.T., DOANE, C.C., BAKER, T.C., IWAKI, S. & MARUMO, S. (1977): Attractancy of optically active pheromone for male gypsy moths. *Environ. Entomol.* 6, 768-772.
- COLLETT, T.S. & LAND, M.F. (1975): Visual Control of flight behaviour in the hoverfly, *Syricta pipiens* L. *J. comp. Physiol.* 99, 1-66.
- DAVID, C.T. (1979a): Height control by free-flying *Drosophila*. *Physiol. Entomol.* 4, 209-216.
- DAVID, C.T. (1979b): Optomotor control of speed and height by free-flying *Drosophila*. *J. exp. Biol.* 82, 389-392.
- DAVIS, W.J. & AYERS, J.L. (1972): Locomotion: Control by positive-feedback optokinetic responses. *Science* 177, 183-185.
- DIAKONOFF, A. (1936): Contributions to the knowledge of the fly reflexes and the static sense in *Periplaneta americana*. *Arch. neerl. Physiol.* 21, 104-129.
- FARKAS, S.R., SHOREY, H.H. & GASTON, L.K. (1974): Sex pheromones of Lepidoptera. Influence of pheromone concentration and visual cues on aerial odor-trail following by males of *Pectinophora gossypiella*. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 67, 633-638.
- FRAENKEL, G. (1932): Untersuchungen über die Koordination von Reflexen und automatisch-nervösen Rhythmen bei Insekten - I. Die Flugreflexe der Insekten und ihre Koordination. *Z. vergl. Physiol.* 16, 371-393.
- FRISCH, K.v. & LINDAUER, M. (1955): Über die Fluggeschwindigkeit der Bienen und über ihre Richtungsweisung bei Seitenwind. *Naturwissenschaften* 13, 377-385.
- GEWECKE, M. (1967): Die Wirkung von Luftströmung auf die Antennen und das Flugverhalten der Blauen Schmeißfliege (*Calliphora erythrocephala*). *Z. vergl. Physiol.* 54, 121-164.
- GEWECKE, M. (1972): Bewegungsmechanismen und Gelenkrezeptoren der Antenne von *Locusta migratoria* L. (*Insecta, Orthoptera*) *Z. Morph. Tiere* 71, 128-149.

- GEWECKE, M. (1975): The influence of the air-current sense organs on the flight behaviour of locusta migratoria. J. comp. Physiol. 103, 79-95.
- GEWECKE, M. (1977): Control of flight in relation to the air in Locusta migratoria (Insecta, Orthoptera). J. Physiol., Paris, 73, 581-592.
- GEWECKE, M. & SCHLEGEL, P. (1970): Die Schwingungen der Antenne und ihre Bedeutung für die Flugsteuerung bei Calliphora erythrocephala. Z. vergl. Physiol. 67, 325-362.
- GÖTZ, K.G. (1968): Flight control in Drosophila by visual perception of motion. Kybernetik 4, 199-208.
- HANGARTNER, W. (1967): Spezifität und Inaktivierung des Spurpheromons von Lasius fuliginosus Latr. und Orientierung der Arbeiterinnen im Duftfeld. Z. vergl. Physiol. 57, 103-136.
- HANNES, F. (1965): Über den sinnesphysiologischen Mechanismus beim Aufsuchen und Auffinden entfernter Duftquellen in strömender Luft durch fliegende Insekten im Gegensatz zu kriechenden. Biol. Zentralbl. 2, 191-203.
- HASSENSTEIN, B. (1951): Ommatidienraster und afferente Bewegungsintegration (Versuche an dem Rüsselkäfer Chlorophanus viridis). Z. vergl. Physiol. 33, 301-326.
- HEISENBERG, M. & WOLF, R. (1979): On the fine structure of yaw torque in visual flight orientation of Drosophila melanogaster. J. comp. Physiol. 130, 113-130.
- HERAN, H. (1955): Versuche über die Windkompensation der Bienen. Naturwissenschaften 5, 132-133.
- HERAN, H. (1959): Wahrnehmung und Regelung der Flugeigengeschwindigkeit bei Apis mellifica L. Z. vergl. Physiol. 42, 103-163.
- HERAN, H. & LINDAUER, M. (1963): Windkompensation und Seitenwindkorrektur der Bienen beim Flug über Wasser. Z. vergl. Physiol. 47, 39-55.
- HIROOKA, Y. & SUWANAI, M. (1976): Role of insect sex pheromone in mating behavior. I. Theoretical consideration on release and diffusion of sex pheromone in the air. Appl. Ent. Zool. 11, 126-132.
- HOLST, E.v. (1950): Die Arbeitsweise des Statolithenapparates bei Fischen. Z. vergl. Physiol. 32, 60-120.
- HORN, E. & FISCHER, M. (1978): Fixation - sensitive areas in the eyes of the walking fly, Calliphora erythrocephala. Biol. Cybernetics 31, 159-162.
- HORRIDGE, G.A. & SANDEMAN, D.C. (1964): Nervous control of optokinetic responses in the crab Carcinus. Proc. Roy. Soc. B. 161, 216-246.
- IWAKI, S., MARUMO, S., SAITO, T., YAMADO, M. & KATAGIRI, K. (1974): Synthesis and activity of optically active Disparlure. J. Amer. Chem. Soc. 96, 7842-7844.
- JANDER, R. (1957): Die optische Richtungsorientierung der roten Waldameise (Formica rufa). Z. vergl. Physiol. 40, 162-238.
- JANDER, R. (1963): Grundleistungen der Licht- und Schwereorientierung von Insekten. Z. vergl. Physiol. 47, 381-430.
- JANDER, R. (1975): Ecological aspects of spatial orientation. Ann. Rev. System and Ecol. 6, 171-188.
- JEFFERSON, R.N. & RUBIN, R.E. (1973): Sex pheromones of Lepidoptera. XXXV. Pupal and postemergence development of the pheromone gland of Trichoplusia ni. Ann. Ent. Soc. Am. 66, 277-279.

- KAISSLING, K.-E. & PRIESNER, E. (1970): Die Riechschwelle des Seidenspinners. *Naturwissenschaften* 57, 23-28.
- KENNEDY, J.S. (1939): The visual responses of flying mosquitoes. *Proc. Zool. Soc. A* 109, 221-242.
- KENNEDY, J.S. & MARSH, D. (1974): Pheromone-regulated anemotaxis in flying moths. *Science* 184, 999-1001.
- KIRMSE, W. & LÄSSIG, P. (1971): Strukturanalogie zwischen dem System der horizontalen Blickbewegungen der Augen beim Menschen und dem System der Blickbewegungen des Kopfes bei Insekten mit Fixationsreaktionen. *Biol. Zentralbl.* 2, 175-193.
- KRAMER, E. (1975): Orientation of the male silkmoth to the sex attractant Bombykol. In: *Olfaction & Taste V.*, D.A. Denton & J.P. Coghlan (eds.), Academic Press, New York, pp. 329-335.
- KUNZE, P. (1961): Untersuchung des Bewegungssehens fixiert fliegen-der Bienen. *Z. vergl. Physiol.* 44, 656-684.
- LAND, M.F. (1973): Head movement of flies during visually guided flight. *Nature* 243, 299-300.
- LAND, M.F. (1975): Head movements and fly vision in: *The compound eye and vision of insects*. G.A. Horridge (ed.) Clarendon Press, Oxford, 469-489.
- LAND, M.F. (1977): Visually guided movements in invertebrates. In: *Function and formation of neural systems*. G.S. Stent (ed.), Dahlem Konferenzen, Berlin, 161-177.
- LEONARD, D.E. & DOANE, C.C. (1966): An artificial diet for the gypsy moth, *Porthetria dispar* (Lepidoptera, Lymantriidae). *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 59, 462-464.
- LINDAUER, M. & MARTIN, H. (1963): Über die Orientierung der Biene im Duftfeld. *Naturwissenschaften* 15, 509-514.
- LINSENMAIR, K.E. (1968): Anemotaktische Orientierung bei Skorpionen (Chelicerata, Scorpiones). *Z. vergl. Physiol.* 60, 445-449.
- LINSENMAIR, K.E. (1969): Anemotaktische Orientierung bei Tenebrioniden und Mistkäfern (Insecta, Coleoptera). *Z. vergl. Physiol.* 64, 154-211.
- LINSENMAIR, K.E. (1970): Die Interaktion der paarigen antennalen Sinnesorgane bei der Windorientierung laufender Mist- und Schwarzkäfer (Insecta, Coleoptera). *Z. vergl. Physiol.* 70, 247-277.
- MARKL, H. (1962): Borstenfelder an den Gelenken als Schweresinnesorgane bei Ameisen und anderen Hymenopteren. *Z. vergl. Physiol.* 45, 475-569.
- MARSH, D., KENNEDY, J.S. & LUDLOW, A.R. (1978): An analysis of anemotactic zigzagging flight in male moths stimulated by pheromone. *Physiol. Ent.* 221-240.
- MARTIN, H. (1964): Zur Nahorientierung der Biene im Duftfeld. Zugleich ein Nachweis für die Osmotropotaxis bei Insekten. *Z. vergl. Physiol.* 48, 481-533.
- MASSON, C. (1972): Organisation sensorielle des principales articulations de l'antenne de la fourmi *Camponotus vagus* Scop. (Hymenoptera, Formicidae). *Z. Morph. Tiere* 73, 343-359.
- MIALL, R.C. (1978): The flicker fusion frequencies of six laboratory insects, and the response of the compound eye to mains fluorescent "ripple". *Physiol. Ent.* 3, 99-106.
- MORI, K., TAKIGAWA, T. & MATSUI, M. (1976): Stereoselective synthesis of optically active disparlure, the pheromone of the gypsy moth (*Porthetria dispar* L.). *Tetrahedron Letters* 44, 3953-3956.

- NAKAMURA, K. (1976): The effect of wind velocity on the diffusion of *Spodoptera litura* F. sex pheromone. Appl. Ent. Zool. 11, 312-319.
- NAKAMURA, K. & KAWASAKI, K. (1977): The active space of the *Spodoptera litura* F. sex pheromone and the pheromone component determining this space. Appl. Ent. Zool. 12, 162-177.
- PERCY, J.E. & WHEATHERSTONE, J. (1971): Studies of physiologically active arthropod secretions. Morphology and histology of the pheromone-producing glands of some female Lepidoptera. Can. Ent. 103, 1733-1739.
- POGGIO, T. & REICHARDT, W. (1973): A theory of the pattern induced flight orientation of the fly *Musca domestica*. Kybernetik 2, 185-203.
- POGGIO, T. & REICHARDT, W. (1976): Visual control of orientation behaviour in the fly. Part II. Towards the underlying neural interactions. Quart. Rev. Biophysics 9, 377-438.
- PREISS, R. & PRIESNER, E. (1978): Neue Laborverfahren zur Wirksamkeitsbestimmung von Lockstoffen und Lockstoff-Inhibitoren beim Apfelwickler *Laspeyresia pomonella* L. Mitt. dtsch. Ges. allg. angew. Ent. 1, 166-169.
- PRIESNER, E. (1973): Artspezifität und Funktion einiger Insektenpheromone. Fortschr. Zool. 22, 49-135.
- REICHARDT, W. (1973): Musterinduzierte Flugorientierung. Verhaltensversuche an der Fliege *Musca domestica*. Naturwissenschaften 60, 122-138.
- REICHARDT, W. & POGGIO, T. (1975): A theory of the pattern induced flight orientation of the fly *Musca domestica* II. Biol. Cybernetics 18, 69-80.
- REICHARDT, W. & POGGIO, T. (1976): Visual control of orientation behaviour in the fly. Part I. A quantitative analysis. Quart. Rev. Biophysics 9, 311-375.
- REICHARDT, W. & WENKING, H. (1969): Optical detection and fixation of objects by fixed flying flies. Naturwissenschaften 56, 424-425.
- RICHERSON, J.V. & CAMERON, E.A. (1974): Differences in pheromone release and sexual behavior between laboratory-reared and wild gypsy moth adults. Env. Ent. 3, 475-481.
- SHOREY, H.H. & FARKAS, S.R. (1973): Sex pheromones of Lepidoptera. 42. Terrestrial odor-trail following by pheromone-stimulated males of *Trichoplusia ni*. Ann. Ent. Soc. Am. 66, 1213-1214.
- SOWER, L.L., KAAE, R.S. & SHOREY, H.H. (1973): Sex pheromones of Lepidoptera. XLI. Factors limiting potential distance of sex pheromone communication in *Trichoplusia ni*. Ann. Ent. Soc. Amer. 66, 1121-1122.
- SRINIVASAN, M.V. & BERNARD, G.D. (1977): The pursuit response of the housefly and its interaction with the optomotor response. J. comp. Physiol. 115, 101-117.
- SCHARSTEIN, H. (in Vorb.): The random walk of animals.
- SCHEFFLER, H.J. (1972): Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Antennen bei den normalen Geschlechtern und Intersexen von *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera). Inaug. Diss. Univ., Saarbrücken.
- SCHEFFLER, H.J. (1975): Der Bau der Antennen bei WZ- und ZZ-Intersexen des Schwammspinners *Lymantria dispar* L. (Insecta, Lepidoptera). Z. Morph. Tiere 80, 203-227.

- SCHNEIDER, P. (1965): Vergleichende Untersuchungen zur Steuerung der Fluggeschwindigkeit bei *Calliphora vicina* Rob.-Desvoidy (Diptera). Z. wissenschaftl. Zool. 173, 114-173.
- SCHNEIDER, D. & KAISLING, K.-E. (1956): Der Bau der Antenne des Seidenspinners *Bombyx mori* L. I. Architektur und Bewegungsapparat der Antenne, sowie Struktur der Cuticula. Zool. Jb. Anat. 75, 287-310.
- SCHNEIDER, D. & KAISLING, K.-E. (1957): Der Bau der Antenne des Seidenspinners *Bombyx mori* L. II. Sensillen, cuticulare Bildungen und innerer Bau. Zool. Jb. Anat. 76, 223-250.
- SCHÖNE, H. (1959): Die Lageorientierung mit Statolithenorganen und Augen. Ergebn. Biol. 21, 161-209.
- SCHROETER, H. (1976): *Lymantria* (Porthetria). Isolationsmechanismen im Paarungsverhalten von Nonne und Schwammspinner. Inaug. Diss. Univ., Freiburg.
- STEINBRECHT, R.A. (1964): Feinstruktur und Histochemie der Sexualduftdrüse des Seidenspinners *Bombyx mori* L. Z. Zellforsch. 64, 227-261.
- STEINER, G. (1953): Zur Duftorientierung fliegender Insekten. Naturwissenschaften 40, 514-515.
- TRAYNIER, R.M.M. (1968): Sex attraction in the mediterranean flour moth, *Anagasta Kühniella*: location of the female by the male. Can. Entomol. 100, 5-10.
- VARJU, D. (1975): Stationary and dynamic responses during visual edge fixation by walking insects. Nature 29, 330-332.
- VIRSIK, R.P. & REICHARDT, W. (1976): Detection and tracking of moving objects by the fly *Musca domestica*. Biol. Cybernetics 23, 83-98.
- VOSSIUS, G. & WERNER, J. (1969): The functional control of the eye-tracking system and its digital simulation. Technical Sess. No. 70, 3-19. 4th Congr. of the Internat. Fed. of Anatomical Control, Warszawa.
- WEHRHAHN, C. (1976): Evidence for the role of retinal receptors R7/8 in the orientation behaviour of the fly. Biol. Cybernetics 21, 213-220.
- WEHRHAHN, C. (1978): Flight torque and lift responses of the housefly (*Musca domestica*) to a single stripe moving in different parts of the visual field. Biol. Cybernetics 29, 237-247.
- WENDLER, G. (1975): Physiology and systems analysis of gravity orientation in two insect species (*Carausius morosus*, *Calandra granaria*). Fortschr. d. Zool. 23, 33-48.
- WRIGHT, R.H. (1958): The olfactory guidance of flying insects. Can. Entomol. 90, 81-89.
- YOUNG, L.R. & STARK, L. (1963): Ein Abtastmodell für Augenfolgebewegungen. Regelungstechnik 11, 148-151.

Lebenslauf

12. März	1950	geb. in Eislingen/Fils
April	1956	Einschulung in die Bodenfeld-Schule (Grundschule), Göppingen
April	1960	Schulwechsel zum Hohenstaufen-Gymnasium, Göppingen
Juni	1968	Abitur
Oktober	1968	Beginn des Biologie- und Chemiestudiums (Studienziel Diplom) an der Universität Stuttgart
April	1969	Beginn des Wehrdienstes
Oktober	1970	Fortsetzung des Biologiestudiums, (Studienziel Diplom)
Dezember	1972	Diplom-Vorprüfung an der Universität Stuttgart
Dezember	1976	Diplom-Hauptprüfung an der Universität Stuttgart
Oktober	1977	Immatrikulation an der Ludwig-Maximilians-Universität, München (Studienziel Promotion, praktische Durchführung der Arbeit am Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Seewiesen, Abteilung Prof. Dr. D. Schneider).

Ich bin seit 1972 verheiratet und habe einen Sohn.





